MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie
TOME LXXVI

Albert RAYNAUD
Directeur de recherche au Centre National de la Recherche Scientifique.

ÉTUDE EMBRYOLOGIQUE DE LA FORMATION DES APPENDICES POSTÉRIEURS ET DE LA CEINTURE PELVIENNE CHEZ LE PYTHON RÉTICULÉ *(Python reticulatus)*.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1972

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LXXVI

ÉTUDE EMBRYOLOGIQUE DE LA FORMATION DES APPENDICES POSTÉRIEURS ET DE LA CEINTURE PELVIENNE CHEZ LE PYTHON RÉTICULÉ *(Python reticulatus)*.

par

Albert RAYNAUD

Directeur de recherche au Centre National de la Recherche Scientifique.

SOMMAIRE

	Pages
I. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE	2
II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
III. — RÉSULTATS OBTENUS	7
IV. — DISCUSSION	20
1. — Sur les facteurs intervenant dans le développement des membres postérieurs	20
2. — Identification des constituants du squelette du membre postérieur et de la ceinture pelvienne du Python réticulé	21
3. — La formation et la nature des appendices pelviens des Boïdés	25
V. — RÉSUMÉ	28
VI. — REMERCIEMENTS	29
VII. — BIBLIOGRAPHIE	30

R.S. CU MUSEUM D'HIST. NAT.

1 564 021 6

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132067 9

Source : MNHN, Paris

I. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE

La présence de « membres postérieurs » rudimentaires, terminés par une griffe et rattachés à une ceinture pelvienne modifiée, chez divers représentants de la famille des *Boïdae* est connue depuis plus d'un siècle ; les premières observations faites à ce sujet semblent être celles de J. G. Schneider (1799), de Mayer (1825, 1829), de E. D. d'Alton (1834, 1836) ; de nombreux anatomistes ont ensuite apporté des compléments de descriptions de ces appendices (une revue de la littérature est donnée dans le travail de A. d'A. Bellairs (1950) et dans celui de J. P. Gasc (1965)). Des observations faites lors de l'accouplement indiquent que ces « membres » rudimentaires auraient une fonction sexuelle, la griffe (ou ergot) du mâle, en général plus volumineuse que celle de la femelle, servant d'organe d'accrochage ou pouvant stimuler la région cloacale de la femelle. Bien que la nature exacte de ces appendices postérieurs, cloacaux, soit encore incertaine, pour diverses raisons qui sont exposées dans ce travail (voir paragraphe « Discussion ») je continuerai à les désigner ici, par les termes de « membres postérieurs ».

Les travaux récents concernant les membres postérieurs des Boas et des Pythons ont cherché à préciser les homologies des différents constituants osseux et musculaires, de la ceinture pelvienne et des membres (A. d'A. Bellairs, 1950 ; J. P. Gasc, 1965) ; mais l'apport embryologique restreint (2 fœtus seulement, de *Trachyboa*, ont pu être étudiés par Bellairs) n'a pas permis d'identifier avec certitude les constituants de la ceinture et les comparaisons avec d'autres espèces n'ont pas abouti à des conclusions définitives.

Il était donc nécessaire d'entreprendre une étude détaillée de la formation des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne chez un représentant de cette famille. Ayant pu obtenir grâce à la grande obligeance de M. le Comte de La Panouse et de MM. les Vicomtes P. et R. de La Panouse, un certain nombre d'œufs de Python réticulé, j'ai entrepris cette étude embryologique en ayant en vue les points suivants :

a) la recherche des facteurs responsables du développement incomplet du membre ; cette recherche se rattache à celles poursuivies depuis plusieurs années, dans mon Laboratoire, sur le mécanisme de l'arrêt du développement des membres de l'Orvet (*Anguis fragilis L.*) et qui ont mis en évidence une dégénérescence spontanée de la crête épiblastique apicale du membre et un comportement particulier des prolongements ventraux des somites qui pénètrent dans l'ébauche du membre (A. Raynaud, 1962 *a* et *b*, 1963, 1968, 1971 *a* ; A. Raynaud et J. Raynaud (Mme), 1963, 1966 ; A. Raynaud et J. Vasse, 1968 *a* et *b*, 1970).

b) l'établissement des homologies des pièces cartilagineuses de la ceinture pelvienne.

Nous sommes, en effet, mal renseignés à ce sujet, un profond désaccord existant entre les auteurs, dans l'identification de ces constituants ; ceci est valable pour l'ensemble des *Boïdae* et pour les représentants d'autres familles telles que les *Typhlopeltidae*, les *Leptotyphlopeltidae*, les *Aniliidae*. Rappelons que Mayer (1825) et E. d'Alton (1836) considéraient que les pièces squelettiques qu'ils avaient découvertes sur les côtés de la région cloacale des *Boïdae* appartenaient seulement au squelette du membre. Plus récemment, E. Perrier (1928) a figuré les pièces de la ceinture pelvienne du Python de Seba : la longue baguette osseuse dirigée cranio-dorsalement est homologuée à un *ilium* et la petite pièce qui s'articule à sa base et se dirige latéralement est assimilée à un « ischio-pubis ». Faisant état de l'inconsistance de la terminologie actuelle, A. d'A. Bellairs (1950) se contente de désigner les pièces

Source : MNHN, Paris

de la ceinture pelvienne des deux fœtus de *Trachyboa boulengeri* qu'il a étudiés, par les termes de « processus antérieur », « processus médian » et « processus postérieur » ; il semble, toutefois, d'après la note infrapaginale n° 2, de la page 75 de son travail, considérer que le « processus antérieur » de cette ceinture doit correspondre à l'*ilium*. Décrivant la ceinture pelvienne et le membre de *Python sebae*, J. P. Gasc (1965) reprend la terminologie de Bellairs ; mais dans un autre travail (J. P. Gasc (1968)), la comparaison de cette ceinture à celle du Lézard serpentiforme *Dibamus*, le conduit à envisager la conception suivante : « Il n'est pas exclu même que les difficultés que nous rencontrons dans l'interprétation des diverses parties de l'appendice pelvien des *Boïdae* (Bellairs, 1950 ; Gasc, 1965) se dissipent si nous les comparons à *Dibamus*. La partie proximale qui, chez les *Boïdae* est, en dedans des côtes, orientée de haut en bas et d'avant en arrière pourrait être homologue d'un segment appendiculaire (fémur ou tibia) et non pas d'une portion zonale (ilion) ».

Ces interprétations divergentes montrent combien une étude embryologique précise s'avère nécessaire pour établir l'identité des éléments de la ceinture et des membres.

c) la recherche d'indices de modifications de la morphogenèse du membre postérieur pouvant être mis, éventuellement, en rapport avec l'acquisition par ces appendices, d'une fonction sexuelle ou parasexuelle (Gasc, 1968) faisant d'eux, des organes intervenant au moment de l'accouplement.

Si tous les objectifs mentionnés dans cette étude n'ont pu être atteints, principalement parce que les plus jeunes embryons obtenus étaient déjà à un stade de développement assez avancé, l'étude embryologique qui fait l'objet de ce travail apporte des réponses assez précises aux questions posées ci-dessus et des données sur d'autres problèmes encore en discussion.

Source : MNHN, Paris

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les embryons étudiés dans ce travail proviennent d'œufs de Python réticulé (*Python reticulatus*) qui ont été pondus le 8 janvier 1971 dans un terrarium de l'élevage de Reptiles du château de Thoiry-en-Yvelines, du Comte de La Panouse. La mère, un python réticulé originaire de Thaïlande, mesurant 4 m 36 de longueur totale, avait pondu 25 œufs et avait enroulé autour d'eux, les spires de son corps en formant une pyramide, pour leur incubation ; (la température de la cage contenant le Python était de 29 à 30° C, le degré hygrométrique était voisin de 60). Le 15 janvier 1971, avec l'aide de MM. Gonnaud, Pellier et Detail, profitant d'un moment pendant lequel la femelle avait écarté ses spires pour aérer les œufs, nous avons pu prélever quelques œufs (l'opération fût rendue difficile par le fait que les œufs adhéraient fermement les uns aux autres). Un de ces œufs fût immédiatement ouvert ; il contenait un embryon vivant, présentant des mouvements spontanés, qui était donc âgé de 7 jours d'incubation (l'aire vasculaire occupait une surface de 6,5 cm de diamètre) et était logé dans une cavité amniotique riche en liquide, enfoncée dans une dépression du vitellus ; ce dernier était de couleur blanc-rosé ; cet embryon fût alors fixé au Bouin (c'est l'embryon de l'œuf 01 du Tableau I).

Les autres œufs prélevés le 8 janvier furent aussitôt apportés au Laboratoire de Sannois dans un récipient isolé thermiquement et ils furent mis à incuber dans une étuve réglée à 31° C (au cours des mois suivants, la température de l'étuve, vérifiée deux fois par jour, varia légèrement mais resta comprise entre 30 et 32° C). Les œufs, ellipsoïdaux, mesuraient de 9 à 11 cm de grand axe et de 4 à 7 cm de diamètre transversal ; ils furent placés sur du coton hydrophile stérilisé, fortement imprégué d'eau distillée stérile, dans un grand cristallisoir de verre, recouvert d'une plaque de verre ne le fermant qu'incomplètement afin de laisser un petit orifice d'entrée de l'air. Quelques-uns des œufs prélevés avaient une coquille déprimée et malgré l'atmosphère très humide du cristallisoir, ces dépressions on ces plis ne disparurent pas pendant l'incubation [1]. Ces œufs avaient un poids nettement inférieur à celui des œufs à coquille non déprimée et aux stades plus avancés du développement on se rendit compte que l'embryon qu'ils contenaient était moins bien développé (poids et taille faibles) que celui des œufs non déprimés [2].

Les œufs incubés au laboratoire furent ouverts à des stades variables de leur développement, s'étageant de 9 à 71 jours d'incubation ; à l'exception d'un œuf (02, tableau I), ils contenaient des embryons vivants bien conformés, présentant des mouvements spontanés. En plus des œufs prélevés le 15 janvier, deux autres œufs furent retirés de la ponte de la mère, un le 17 février (06), un autre le 3 mars (011) et ils furent ouverts le jour même : ils contenaient des embryons vivants ; mais l'œuf 06 était déprimé (il ne pesait que 179 g. et l'embryon, bien conformé, présentait cependant, une dilatation du cœur) ; l'œuf 011 était au contraire tout à fait normal, parfaitement ellipsoïdal et à convexité de surface bien régulière ; c'est, parmi tous les œufs qui furent étudiés, celui qui avait le poids le plus

1. En outre, un des œufs (03) présentait, à sa surface, une petite aire sombre et bleutée ; après ouverture, on constata que cet œuf contenait un embryon vivant, bien conformé ; mais, en regard de l'aire bleutée de la coquille, existait en dessous, une couche de 5 mm d'épaisseur dans laquelle le vitellus avait pris une consistance gélatineuse et exhalait une mauvaise odeur ; sans doute y avait-il eu développement de germes microbiens dans cette aire.

2. Parmi les œufs laissés à la mère, un certain nombre avaient également une coquille déprimée et ces dépressions persistèrent pendant l'incubation naturelle ; plusieurs de ces œufs furent ouverts ; ils contenaient des embryons de taille réduite ; deux d'entre eux étaient mourants.

Source : MNHN, Paris

élevé (289 g.) ; il contenait un embryon vivant, normalement conformé, pesant 42 grammes. Un troisième œuf (012) fût prélevé dans la ponte maternelle, le 3 mars, mis à incuber au laboratoire et sacrifié le 20 mars : il contenait un embryon vivant, âgé de 71 jours et pesant 63,86 g. Enfin, un autre œuf (010) prélevé le 16 février dans le lot des œufs de la ponte maternelle fût mis à incuber dans l'étuve du laboratoire, à 30-32° C jusqu'à éclosion : celle-ci eut lieu le 12 avril 1971, c'est-à-dire 94 jours après la ponte des œufs ; le jeune mesurait 74 centimètres de longueur totale et pesait 166 g. à l'éclosion (des détails sur cette éclosion seront donnés dans une autre publication).

TABLEAU I

État des oeufs et des embryons du Python réticulé de THOIRY pondue le 8 Janvier 1971, utilisée pour l'étude embryologique de la formation des membres postérieurs.

Numéro de l'oeuf	Conditions de l'incubation	Date du sacrifice	Poids de l'oeuf le jour du sacrifice (g.:gramme)	EMBRYON				
				Stat	Age (en jours)	Poids à l'état vivant (au 1/10eg)	Longueur extrémité du museau au cloaque	Longueur de la queue	Sexe
0_1	Incubé par la mère (29°C).	15 Janvier 1971	Non pesé	vivant:	7 jours	Non pesé	Non mesurée		
0_2	Incubé par la mère jusqu'au 15 Janv., puis au laboratoire à 30-32°C.	16 Janvier 1971	215 g. (oeuf déprimé)	mort	8 jours	Non pesé	Non mesurés		
0_3	Incubé par la mère jusqu'au 15 Janv., puis au laboratoire à 30-32°C.	17 Janvier 1971	Non pesé (oeuf déprimé)	vivant:	9 jours	1,797 g.	90 mm	21 mm	
0_4	Idem.	23 Janvier 1971	235 g.	vivant:	15 jours	2,452 g.	123 mm	29 mm	
0_5	Idem.	30 Janvier 1971	222 g.	vivant:	22 jours	4,300 g.	141 mm	30 mm	
0_6	Incubé seulement par la mère.	17 Février 1971	179 g. (oeuf déprimé)	vivant: coeur très dilaté:	40 jours	7,853 g.	205 mm	42 mm	
0_7	Incubé par la mère jusqu'au 15 Janv., puis au laboratoire à 30-32°C.	1er Mars 1971	183 g. (oeuf déprimé)	vivant:	51 jours	16,364 g.	285 mm	49 mm	
0_{11}	Incubé seulement par la mère.	3 Mars 1971	289 g.	vivant:	54 jours	42,044 g.	394 mm	72 mm	
0_{12}	Incubé par la mère jusqu'au 3 Mars, puis au laboratoire à 30-32°C.	20 Mars 1971	187 g. (oeuf déprimé our la face supérieure)	vivant:	71 jours	63,860 g.	520 mm	95 mm	
0_{10}	Incubé par la mère jusqu'au 16 Févr.,puis au laboratoire à 30-32°C.	Eclosion du 10 au 12 Avril 1971	215 g. le 10 Avril 1971	Nouveau-né vivant:	94 jours	166 g.	740 mm de longueur totale		

Source : MNHN, Paris

Le tableau nº 1 donne la liste des œufs de Python utilisés dans ce travail et les poids et les dimensions des embryons. Au total, 10 œufs ont été étudiés ; les embryons, au jour du sacrifice étaient âgés respectivement de : 7, 8, 9, 15, 22, 40, 51, 54, 71 et 94 jours. A l'exception du dernier (nouveau-né que l'on laissa vivre), ces embryons furent, à la sortie de l'œuf, pesés, mensurés, examinés à la loupe binoculaire, photographiés puis fixés par immersion dans la solution de Bouin ; après une durée de fixation d'une huitaine de jours, ils furent à nouveau étudiés : la région cloacale fût dessinée à la chambre claire ou photographiée ; puis, après autopsie, l'embryon fût découpé en tronçons et la région cloacale et celle des glandes génitales furent incluses dans la paraffine et débitées en coupes sériées à 7,5 μ ; les sections furent colorées à l'hémalun-éosine-safran ou traitées par la réaction à l'acide périodique-Schiff.

Voici quelques caractéristiques morphologiques externes des embryons étudiés :

L'embryon âgé de 7 jours d'incubation n'est pas pigmenté, mais l'œil est pigmenté, avec une pupille en forme d'écusson ; il n'y a pas trace d'ébauches d'écailles sur le corps ; les narines externes sont formées mais il existe encore au-dessous d'elles une petite encoche ou une dépression sur le bord de la mâchoire supérieure. Au stade de 9 jours d'incubation, l'embryon n'est pas pigmenté et il n'y a pas d'écailles ; il n'y a plus de sillon à la mâchoire supérieure en dessous des narines ; la partie antérieure de la tête est courte et la morphologie générale de la tête rappelle, en gros, celle d'un jeune embryon de Lézard ou d'Orvet. Chez les embryons âgés de 15 jours, le corps n'est pas encore pigmenté et les écailles ne sont pas formées ; les paupières sont légèrement soulevées autour des yeux ; la cavité générale est fermée ventralement, par une fine membrane. Au stade de 22 jours d'incubation, l'embryon n'est pas pigmenté, mais les écailles deviennent apparentes dans la partie antérieure du tronc. Le corps de l'embryon forme trois tours de spires. L'embryon âgé de 40 jours d'incubation n'est pas encore pigmenté mais il y a maintenant des écailles sur le corps et la mâchoire inférieure ; les dépressions caractéristiques, situées dans la plaque rostrale et sur les bords de la lèvre supérieure commencent à apparaître et la tête acquiert ainsi la morphologie catactéristique des adultes. Chez les embryons âgés de 51 à 54 jours d'incubation, une légère pigmentation a fait son apparition sur les côtés de la tête, en arrière de l'œil (deux lignes pigmentées, formant des sinuosités s'étendant en arrière, sur les côtés du corps, en s'affaiblissant progressivement) ; la cavité générale du corps est complètement fermée par la peau écailleuse, du côté ventral ; il n'existe qu'un étroit passage pour le cordon ombilical. Au stade de 71 jours d'incubation, l'embryon mesure 61 cm de longueur, il est fortement pigmenté en noir et blanc et les dessins formés par les écailles pigmentées sont semblables à ceux présents sur le corps de la mère ; l'embryon s'agite, ouvre et ferme la bouche ; sous l'écaille rostrale, dans la zone incurvée que délimite l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure, donc au dessus de l'entrée de la cavité buccale apparaît une petite protubérance, c'est l'ébauche de la dent de l'éclosion. Les phallus sont rentrés, sur les bords du cloaque, ils ne sont plus visibles extérieurement.

Ajoutons qu'aux premiers stades, l'embryon est placé dans un sac amniotique dilaté par un liquide et ce sac, enfoncé dans une dépression, au sein du vitellus affleure à la surface de ce dernier. Le cœur de tous les embryons battait régulièrement, au rythme d'une pulsation chaque seconde deux dixièmes ou chaque seconde trois dixièmes.

L'étude histologique des coupes sériées apporte d'autres renseignements sur les stades du développement qui viennent d'être décrits et sur l'organogenèse embryonnaire ; quelques-uns concernant l'appareil génital sont donnés dans ce travail ; d'autres seront publiés ultérieurement. L'étude du développement des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne, qui fait l'objet de ce travail est essentiellement basée sur la morphologie externe et sur l'étude des coupes sériées, transversales, de la région cloacale ; en outre, deux reconstructions des pièces cartilagineuses de la ceinture et d'un membre postérieur ont été effectuées (en utilisant pour l'une, une méthode graphique simplifiée, pour l'autre la méthode des carrés perspectifs de Lison (1937)), chez des embryons âgés respectivement de 22 et de 54 jours ; elles sont reproduites sur les figures 5 et 6 du texte.

Source : MNHN, Paris

III. — RÉSULTATS OBTENUS

Les stades embryonnaires dont je disposais et qui viennent d'être définis m'ont permis de suivre le développement du relief de la région cloacale, et grâce à une étude microscopique, d'étudier les stades principaux de la formation des ébauches des membres postérieurs et du développement de la ceinture pelvienne. Voici les résultats essentiels de cette étude.

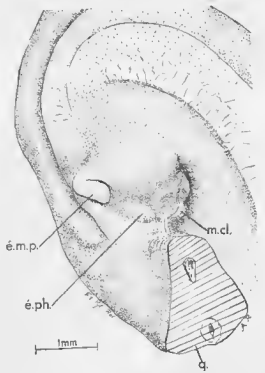


FIGURE 1. — Région cloacale, en vue ventro-latérale d'un embryon de Python réticulé âgé de 7 jours d'incubation (dessin à la chambre claire). L'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.) forme une saillie qui a été repliée contre le corps de l'embryon par la pression des spires de la queue ; les ébauches phalliques (é.ph.) ne sont que très légèrement soulevées à ce stade ; la membrane cloacale (m.cl.) est légèrement convexe. (q. : queue, sectionnée). (Gr. = 16).

1. — EMBRYON AGÉ DE 7 JOURS D'INCUBATION

Chez cet embryon, la région cloacale se présente telle qu'elle apparaît sur le dessin de la figure 1 du texte et sur les photographies I et II, Planche I : le champ cloacal est renflé du côté ventral et la membrane cloacale, légèrement bombée ventralement présente sur sa ligne médiane, une fine crête

Source : MNHN, Paris

longitudinale ; sur les côtés latéraux de cette membrane, et à hauteur de sa moitié postérieure, deux faibles soulèvements représentent la première indication des ébauches phalliques (é.ph., phot. I et II, Planche I) ; au même niveau transversal, mais plus dorsalement, sont situées les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) : elles se présentent sous forme de petites saillies de 0,8 mm de longueur et de 0,5 mm d'épaisseur ; celle de gauche est conique, celle de droite qui a été repliée contre la paroi du corps par la pression exercée par la spire voisine du corps de l'embryon a pris la forme d'une palette (dessin de la figure 1 du texte et photographies I et II, Planche I) ; ces ébauches de membres sont beaucoup plus développées que les ébauches phalliques. A ce stade, on ne distingue pas d'ébauches de lèvre craniale ou caudale du cloaque.

Une coupe histologique à travers la région cloacale montre la position des ébauches des membres postérieurs (photographie III, Planche I) et leur structure (photographies IV et V, Planche I) ; chacune d'elles est constituée par un amas de cellules mésoblastiques recouvert par l'épiblaste ; ce dernier est formé d'une ou deux assises de cellules à noyau ovoïde à grand axe perpendiculaire à la membrane basale, recouvertes par une assise de cellules aplaties dont le noyau est allongé parallèlement à la surface de l'épithélium ; dans cet épiblaste il n'y a pas de « crête apicale » différenciée ; toutefois, au sommet de l'ébauche, les cellules sont un peu plus nombreuses que dans l'épiblaste latéral et les noyaux y sont un peu moins régulièrement disposés. La partie mésoblastique de l'ébauche présente une structure mésenchymateuse lâche ; les cellules sont cependant, un peu plus serrées immédiatement au dessous de l'épiblaste ; et dans la partie centrale de l'ébauche, dans son axe, les cellules mésoblastiques sont très serrées, forment une condensation qui s'étend jusqu'à la base de l'ébauche (photographies IV et V, Planche I) et se réunit, là, à un blastème condensé assez large qui représente la première indication de l'ébauche de la ceinture pelvienne.

2 — EMBRYON DE 9 JOURS D'INCUBATION
(pesant 1,79 g et mesurant 11,1 cm de longueur totale).

Chez cet embryon, la région cloacale (figure 2 du texte) a subi un certain nombre de transformations par rapport au stade de 7 jours : la membrane cloacale n'est plus convexe, mais plate ; les ébauches phalliques (é.ph., figure 2) se sont soulevées et allongées ; elles se présentent sous forme de monticules saillants, coniques ou hémi-ovoïdes de 0,5 mm de hauteur ; les ébauches des membres postérieurs sont situées plus dorsalement (à une distance de 0,7 mm de chaque ébauche phallique) et se présentent sous forme de deux protubérances de 0,8 mm de longueur (photographies VI et VII, Planche II). En arrière des ébauches phalliques existent deux replis, symétriques par rapport au plan sagittal médian et disposés transversalement ; ce sont les ébauches, paires, de la lèvre caudale du cloaque ; l'ébauche de la lèvre craniale est, aussi, faiblement indiquée, sous forme paire (figure 2 du texte).

L'examen microscopique de la région cloacale montre que la structure des ébauches des membres postérieurs n'a pas beaucoup changé par rapport au stade précédent ; elles sont toujours constituées par un amas de cellules mésohlastiques formant un tissu mésenchymateux lâche, plus serré sur les bords, recouvert par l'épiblaste ; ce dernier ne présente pas de différenciation de crête apicale, au sommet de l'ébauche du membre ; un fin vaisseau pénètre dans le membre, en suivant son bord latéral : il chemine, là, entre le mésoblaste serré sous-épiblastique, et la condensation axiale ; il atteint la région distale de l'ébauche, s'y recourbe en direction médiane et s'y resout en capillaires ; quelques filets nerveux contournent l'ébauche de la ceinture et envoient des ramifications dans l'ébauche du membre.

A la base de l'ébauche du membre, on retrouve la condensation mésenchymateuse qui représente l'ébauche de la moitié correspondante de la ceinture pelvienne ; elle est plus volumineuse (photographie VIII, Planche II) qu'au stade précédent ; elle se prolonge en direction craniale sous forme d'une condensation grossièrement cylindrique, sur une longueur d'environ 300 µ ; elle ne s'étend pratiquement pas, en direction caudale, en arrière de l'ébauche du membre. A hauteur de la base du membre, elle est en continuité avec la condensation un peu moins serrée, qui occupe la région axiale de la moitié postérieure de l'ébauche du membre. On ne distingue encore aucun processus de chondrification, à ce stade (sur les coupes traitées par la réaction acide périodique-Schiff).

Source : MNHN, Paris

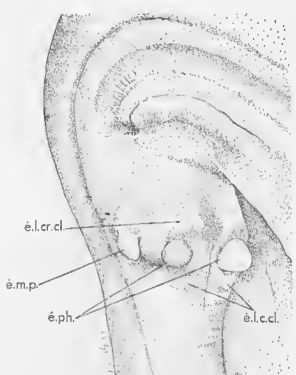


FIGURE 2. — Région cloacale, en vue ventro-latérale, d'un embryon de Python réticulé âgé de 9 jours d'incubation (dessin à la chambre claire). Les ébauches phalliques (é.ph.) sont devenues saillantes ; les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) ont la forme de petites protubérances repliées contre la paroi du corps ; les ébauches de la lèvre craniale (é.l.cr.cl.) et de la lèvre caudale (é.l.c.cl.) du cloaque sont visibles. (Gr. = 16).

3 — EMBRYON DE 15 JOURS D'INCUBATION
(pesant 2,45 g et mesurant 15,2 cm de longueur totale).

Ici, la conformation de la région cloacale a beaucoup évolué depuis le stade précédent ; il existe, maintenant (figure 3 du texte et photographie IX, Planche II) deux lèvres larges et bien formées, délimitant le cloaque : une lèvre craniale recourbée en demi-cercle et mince, et une lèvre caudale, également incurvée laissant encore reconnaître son origine paire. Entre les bords latéraux extrêmes, des deux lèvres sont encastrées les bases des deux ébauches phalliques ; ces ébauches se sont fortement développées depuis le stade précédent : elles ont pris la forme de bourgeons cylindriques de 1,2 mm de longueur et de 0,7 mm de diamètre transversal qui sont inclinés, chacun, du côté médian et recouvrent la membrane cloacale.

Les ébauches des membres postérieurs ont la forme de deux saillies coniques de 0,5 mm à la base et de 0,5 mm de hauteur (selon leur axe) ; elles sont situées sur les bords ventro-latéraux de la région cloacale, à une distance de 0,9 mm de la base des ébauches phalliques. Quand on compare les figures 2 et 3 du texte et les photographies VII et IX, Planche II, on se rend compte de la différence de croissance considérable qui existe entre les ébauches phalliques et les ébauches des membres : ces dernières ne se sont pas allongées, n'ont pas sensiblement augmenté de volume, du stade embryonnaire de 9 jours au stade de 15 jours, tandis que la longueur des ébauches phalliques a plus que doublé pendant cet intervalle de temps.

Source : MNHN, Paris

La photographie X, Planche III, montre, sur une coupe transversale de la région cloacale, la position des ébauches des membres postérieurs et leur structure générale ; à un plus fort grossissement, la structure de l'ébauche du membre est reproduite sur la photographie XI, Planche III : on constate que la condensation mésoblastique qui occupait l'axe de la moitié proximale de l'ébauche du membre commence à se transformer en cartilage ; du matériel donnant une réaction positive à l'APS est apparu dans la substance fondamentale, intercellulaire, de cette condensation ; ce processus est à ses débuts car les cellules ne sont séparées que par une fine ligne rouge. Ainsi apparaît à ce stade, la petite tigelle, précartilagineuse, qui représente l'ébauche du fémur ; cette ébauche mesure 225 μ de longueur ; cette transformation en cartilage est limitée au fémur : on voit en effet, sur la photographie XI, Planche III,

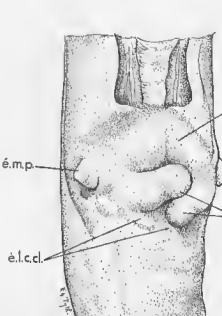


FIGURE 3. — Région cloacale, en vue ventrale, d'un embryon de Python réticulé âgé de 15 jours d'incubation (dessin à la chambre claire) ; les phallus (é.ph.) se sont fortement allongés, la lèvre crâniale du cloaque (l.cr.cl.) est bien nette, la lèvre caudale (é.l.c.cl.) est encore à l'état d'ébauches paires. Les ébauches des membres postérieurs (é.m.p) ont pris la forme de monticules saillants sur les côtés du champ cloacal. (Gr. = 16).

qu'il n'existe pas encore de matériel donnant une réaction positive à l'APS dans la condensation mésoblastique représentant l'ébauche de la ceinture pelvienne, qui située à la base du membre, est contiguë à la base du fémur. La chondrification s'effectue donc plus précocement dans l'ébauche du squelette du membre, que dans l'ébauche de la ceinture. Le restant de l'ébauche du membre est constitué par un tissu mésenchymateux plus dense qu'au stade précédent, particulièrement sur le bord latéral, sous l'épiblaste ; un nerf et un vaisseau atteignent maintenant presque la partie distale de l'ébauche ; aucune différenciation en crête apicale n'est reconnaissable dans l'épiblaste apical qui recouvre l'ébauche du membre. Comme au stade précédent, la condensation mésoblastique qui représente chaque moitié de l'ébauche de la ceinture pelvienne est présente à la base de l'ébauche du membre (photographies X et XI, Planche III), mais plus volumineuse ; elle remonte en direction crâniale ; on peut la suivre sur une hauteur crânio-caudale de 660 μ.

Source : MNHN, Paris

4 — EMBRYON DE 22 JOURS D'INCUBATION

(pesant 4,3 g et mesurant 17,1 cm de longueur totale).

A ce stade, le modelage externe de la région cloacale se poursuit (dessin de la figure 4 du texte et photographies XII et XIII, Planche III) : les lèvres cloacales délimitent maintenant une aire creuse, le proctodaeum, au centre de laquelle, s'ouvre, suivant une fente sagittale, l'urodaeum, car la membrane cloacale est rompue. Les ébauches phalliques font saillie, sous forme de deux tiges grossièrement cylindriques, de part et d'autre de l'ouverture urodaeale, perpendiculairement à la surface ventrale du corps ; elles atteignent 1,5 mm de longueur et leurs extrémités sont aplaties et légèrement bilobées. La lèvre

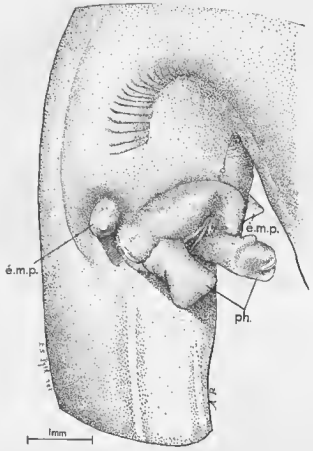


FIGURE 4. — Région cloacale, en vue ventro-latérale, d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours d'incubation (dessin à la chambre claire). Les phallus (ph.) se sont fortement allongés ; les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) ont pris une forme conique. (Gr. = 16).

craniale du cloaque est fortement incurvée, comme cela apparaît sur les photographies XII et XIII, Planche III. Les ébauches des membres sont situées près du bord latéro-dorsal de la lèvre cloacale (figure 4 du texte et photographie XII, Planche III) ; elles ont la forme de petits monticules coniques de 0,5 à 06 mm de diamètre à leur base et de 0,5 mm de hauteur ; ils sont restés à la même distance (0,7 à 0,8 mm) des phallus, qu'au stade antérieur. Entre l'ébauche du membre et le phallus, il existe dans la lèvre craniale du cloaque, une région légèrement surélevée présentant une petite dépression à son apex (photographie XII, Planche III) ; elles correspond à l'emplacement de l'abouchement du conduit excréteur de la glande de Retzius (glande anale).

Source : MNHN, Paris

L'examen microscopique apporte des renseignements sur la structure des ébauches des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne.

Structure des ébauches des membres postérieurs

La photographie XIV, Planche IV montre la position des ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) par rapport à l'ouverture de l'urodaeum (o.Ur.) et aux ébauches phalliques (é.ph.), sur une coupe transversale de la région cloacale.

Les photographies XV et XVI, Planche IV reproduisent deux coupes, à différents niveaux, à travers l'ébauche du membre postérieur droit et les photographies XVII et XVIII, Planche IV, deux coupes à travers l'ébauche du membre postérieur gauche. Les photographies XV et XVIII, Planche IV intéressent la partie supérieure de l'ébauche, les deux autres, sa partie basale, plus massive. Les coupes reproduites sur les photographies XV et XVIII, Planche IV ont été traitées par la réaction acide périodique-Schiff, les deux autres ont été colorées à l'hémalun-éosine-safran. Ces photographies montrent que l'ébauche du membre est formée par une partie mésoblastique recouverte par un épiblaste dépourvu de différenciation apicale particulière ; dans la moitié basale de l'ébauche du membre, est située l'ébauche cartilagineuse du fémur, atteignant 400 à 4 50 µde longueur ; le processus de chondrification est plus avancé dans la partie basale du fémur que dans sa partie distale : la base du fémur s'enfonce dans le blastème condensé représentant l'ébauche de la moitié correspondante de la ceinture pelvienne (photographie XVII, Planche IV) ; l'extrémité distale du fémur est au contact d'une condensation mésoblastique dense qui occupe toute la partie distale de l'ébauche du membre ; il n'existe pas de matériel donnant une réaction positive à l'APS dans cette condensation. Un nerf (bien visible sur les photographies XV et XVII, Planche IV) pénètre dans l'ébauche du membre, en suivant son bord latéral et se ramifie à hauteur de la base de la condensation distale qui vient d'être décrite ; un certain nombre de ses ramifications atteignent l'extrémité de l'ébauche du membre. Le trajet du nerf suit celui du vaisseau mentionné au stade précédent, mais le nerf est un peu plus interne que le vaisseau.

Structure de l'ébauche de la ceinture pelvienne

Un processus de chondrification se développe dans la condensation mésoblastique qui, au stade précédent, représentait, de chaque côté, l'ébauche de la ceinture pelvienne ; l'étude des coupes sériées montre que dans chaque moitié de cette ceinture existent trois centres de chondrification distincts : de chacun d'eux est issue une petite tigelle cartilagineuse ; chaque moitié de la ceinture comporte donc trois constituants ; leur position est représentée sur la reconstruction de la figure 5 du texte. La photographie XIX, Planche V montre l'état de la ceinture près de la base du fémur ; la coupe a été traitée par la méthode acide périodique-Schiff et on voit le dépôt de la substance intercellulaire donnant une réaction positive, dans la partie, légèrement courbe, de la ceinture, qui va suivre le contour de la tête du fémur ; juste au dessus de ce niveau (cranialement) dans cet amas incurvé existent deux centres de chondrification (photographie XX, Planche V) ; chacun d'eux se prolonge cranialement, en une courte formation cylindrique : celle qui est située le plus dorsalement est déjà cartilagineuse (photographie XXI, Planche V) et constitue une tigelle à bords bien définis, atteignant 1030 µ de hauteur cranio-caudale ; l'autre située ventralement par rapport à la première est plus courte (240 µ) et n'est qu'au stade du début du cartilage (photographie XXI, Planche V) ; le long de son bord médian s'étend une bande de tissu dirigée d'abord médianement puis s'infléchissant en direction ventrale, parallèlement à l'axe de l'urodaeum (sur son côté latéral) ; ce tissu est composé de cellules à petit noyau, faiblement coloré, avec un ou deux petits nucléoles et un cytoplasme clair ; sur les coupes traitées à l'APS, il est légèrement teinté en rose diffus : il existe un léger dépôt de matériel donnant une réaction positive à l'APS le long des parois limitant la partie vacuolaire du cytoplasme ; ce tissu particulier présente de très nombreuses pycnoses (photographie XXII, Planche V) ; il existe, parfaitement symétrique, dans les ébauches gauche et droite, de la ceinture.

Source : MNHN, Paris

Enfin, la portion dorsale de la formation précartilagineuse qui borde la cavité d'articulation se prolonge en direction caudale par une courte (270 μ) tigelle cartilagineuse (photographies XIV et XVI, Planche IV).

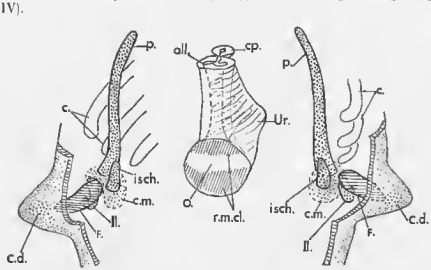


FIGURE 5. — Vue ventrale des ébauches de la ceinture pelvienne et des membres postérieurs d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours et pesant 4,3 grammes (E5 Pyth.ret.). (Reconstruction graphique). Dans chaque moitié de la ceinture on reconnaît le *pubis* (p.) représenté par une longue tigelle cartilagineuse dirigée cranialement, l'*ischium* (isch.) très court, et l'*ilium* (Il.) dirigé caudalement et dorsalement (son trajet est masqué par le fémur et raccourci par la perspective). Les parties proximales de ces trois constituants de la ceinture sont plongées dans la condensation mésenchymateuse initiale (c.m.) (pointillé). Chaque membre (appendice) postérieur comprend, à ce stade, une tige cartilagineuse homologue à un fémur (F.) dont l'extrémité est contiguë à une condensation mésoblastique distale (c.d.). Au centre de la figure a été indiqué le contour de l'ouverture cloacale (urodaeale) (O.) avec les restes (r.m.cl.) de la membrane cloacale, la position de l'urodaeum (Ur.), avec, à sa partie supérieure le départ de l'allantoïde (all.) et du coprodaeum (cp.). La position de trois côtes (laissées en blanc) a été indiquée sur ce dessin. (Gr. = 25).

Ainsi, à ce stade, chacune des deux moitiés droite et gauche de la ceinture pelvienne du Python réticulé se montre formée des éléments suivants :

a) un amas en voie de chondrification à concavité latérale, représentant une ébauche de cavité d'articulation en face de laquelle se situe la tête du fémur ;

b) issues de l'amas précédent, trois ébauches cartilagineuses (ou pré-cartilagineuses) : deux sont dirigées cranialement, une formant déjà une longue tigelle cartilagineuse cylindrique, l'autre une courte ébauche cylindrique ; la troisième est dirigée caudalement et dorsalement.

Si l'on compare la position qu'occupent ces trois constituants de la moitié de l'ébauche de la ceinture pelvienne du Python, aux éléments qui forment l'ébauche de la ceinture d'un reptile possédant des membres (un lézard du genre *Lacerta*, par exemple), on est conduit :

a) à homologuer la tigelle cartilagineuse postérieure (caudale) de la ceinture pelvienne de l'embryon de Python, à un *ilium* ;

b) à homologuer les deux tigelles, cartilagineuse et en voie de chondrification, se dirigeant cranialement, aux ébauches du *pubis* et de l'*ischium* ; la tigelle la plus dorsale et la plus longue serait l'ébauche du *pubis* ; la tigelle courte et la plus ventrale, serait une ébauche, incomplète, d'*ischium*.

Bien entendu, déjà à ce stade précoce du développement, les ébauches de la ceinture pelvienne du Python sont très différentes de celles du Lézard ; elles présentent des caractères propres à l'espèce et ont du s'allonger en conformité avec l'allongement du corps du Serpent ; mais leur position relative dans le blastème initial et la direction de leur axe de croissance permettent de les identifier.

Source : MNHN, Paris

5 — EMBRYON AGÉ DE 40 JOURS D'INCUBATION
(pesant 7,85 g et mesurant 24,7 cm de longueur totale).

La photographie XXIII, Planche VI montre l'aspect de la région cloacale à ce stade : deux longs phallus bifides à leur extrémité, en pince d'écrevisse, font saillie hors du cloaque ; et sur les côtés latéraux de ce dernier, deux petites saillies représentent les ébauches des membres postérieurs. A un plus fort grossissement (photographie XXIV, Planche VI) l'ébauche du membre postérieur se montre formée de deux parties : une partie basale légèrement surélevée au dessus de la surface du corps et une partie supérieure comportant une extrémité amincie, conique dirigée vers le bord latéral de la lèvre cloacale et séparée par un sillon, du restant de la partie supérieure ; on remarque que l'extrémité conique du membre est dirigée vers une petite dépression (visible sur la photographie XXIV, Planche VI) creusée dans le bord latéral de la lèvre du cloaque ; ce petit creux correspond à la partie proximale du canal excréteur de la glande anale.

L'examen microscopique apporte des précisions sur la structure des ébauches des membres postérieurs et des ceintures. Les photographies XXV *a* et XXV *b*, Planche VI reproduisent des coupes transversales de la région cloacale intéressant respectivement la base (XXV *a*) et la partie distale (XXV *b*) du membre postérieur gauche ; elles montrent comment le membre postérieur est inséré près du bord latéral de la lèvre cloacale et à courte distance de l'ébauche phallique correspondante ; sur la photographie XXV *a*, Planche VI, la glande anale gauche est coupée dans toute sa longueur et la position du point d'abouchement de son canal excréteur au sommet du bourrelet formé par le côté latéral de la lèvre cloacale, à proximité de l'ébauche du membre est bien apparente.

Les photographies XXVI *a* et XXVI *b*, Planche VII reproduisent deux coupes à travers la base (XXVI *a*) et la partie distale (XXVI *b*) du membre postérieur gauche ; elles montrent la structure générale du membre à ce stade de son développement : épiblaste de recouvrement, tissu conjonctif embryonnaire, ébauche du squelette ; le fémur (F.), cartilagineux occupe une grande partie de l'ébauche du membre : volumineux dans la partie basale de l'ébauche (photographie XXVI *a*) il s'amincit et se termine dans la partie distale (XXVI *b*) ; dans cette partie terminale, et conique, du membre, à l'emplacement occupé par la condensation mésohlastique du stade précédent, est en train de se différencier un cartilage encore mince, qui sera désigné, ici, par le terme de « cartilage distal » (c.d., photographie XXVI *b*, Planche VII). L'ébauche du membre postérieur droit présente une structure semblable (photographies XXVII, Planche VII) ; ces photographies montrent la présence, à la base de la partie conique de l'ébauche du membre, d'un repli (r.) de la paroi, qui va constituer le point de départ du revêtement cutané de l'ébauche du membre. Un nerf pénètre dans la base de l'ébauche du membre, se bifurque en deux troncs de part et d'autre du fémur, l'un suivant le bord latéral, l'autre le bord médian de l'ébauche ; leurs filets sont visibles sur les photographies XXVI *b* et XXVII, Planche VII ; ils pénètrent jusque dans la pointe conique de l'ébauche du membre et se ramifient en de nombreux filets ; à un niveau plus caudal, un autre nerf pénètre dans la base de l'ébauche du membre. L'épiblaste qui revêt les ébauches des membres est formé d'une assise de hautes cellules (photographies XXVI *a* et XXVI *b*, Planche VII) dirigées perpendiculairement à la surface et recouverte par une assise de cellules plates ; l'assise basale présente des variations de hauteur en différentes régions de l'ébauche : très élevée sur les côtés dorsal et dorso-latéral, elle est mince sur l'extrémité distale, conique (photographie XXVII, Planche VII). Dans la partie centrale de l'ébauche, les cellules entourant le cartilage du fémur et le cartilage distal ont des noyaux turgescents ; ailleurs, sous l'épiblaste, les cellules mésoblastiques sont plus petites et moins serrées. Les sections transversales intéressant le fémur sur une hauteur cranio-caudale de 712 µ ; mais la longueur du fémur est certainement supérieure à ce chiffre car il est dirigé assez obliquement par rapport à l'axe cranio-caudal ; dans sa portion proximale, il mesure 110 µ de diamètre ; il s'élargit ensuite et, dans la moitié basale du membre, il atteint 200 µ de diamètre ; puis il s'amincit de nouveau, jusqu'à son extrémité distale.

Les deux moitiés de la ceinture pelvienne sont bien développées ; une coupe transversale, à hauteur de la future articulation (photographie XXVIII, Planche VII) montre, englobés dans un même

Source : MNHN, Paris

scléroblastème, trois centres de chondrification correspondant, l'un à la tête du fémur (F.), les deux autres, à la base (partie proximale) de l'*ischium* (isch.) et du *pubis* (p.) ; ces trois plages de cellules cartilagineuses sont réunies par des cellules du scléroblastème dans lesquelles la réaction APS permet de mettre en évidence un fin liseré rouge au niveau des surfaces de contact entre les cellules. L'*ischium* et le *pubis* se présentent sous forme de deux baguettes cartilagineuses qui remontent en direction crâniale (photographie XXIX, Planche VII) ; l'une, la plus courte se dirige du côté crânial et médian ; elle atteint 247 μ de longueur et 150 μ de diamètre à sa base ; c'est l'ébauche de l'ischion ; l'autre remonte en direction crâniale et dorso-médiane ; c'est la plus longue, elle atteint 1080 μ de longueur et 150 μ de diamètre dans sa portion moyenne ; elle longe d'abord le côté interne des côtes, puis elle se recourbe vers le plan médian ; cette branche pubienne longe donc le bord latéral de l'urodaeum puis se recourbe très légèrement vers la face dorsale de cette chambre cloacale ; son extrémité distale se situe à un niveau transversal correspondant à celui auquel se trouvent les points d'abouchement des canaux de Wolff dans la paroi dorsale de l'urodaeum.

Le point de départ (articulation) des pièces de la ceinture pelvienne se situe tout près de l'extrémité d'une côte (e.c., photographie XXVIII, Planche VII) ; au dessous du niveau de cette coupe, apparaît sur les sections, toujours englobé dans le même scléroblastème, la partie proximale d'une troisième baguette cartilagineuse, l'*ilium* (photographie XXV *a*, Planche VI) ; elle se prolonge en direction caudale sur une longueur de 505 μ ; son diamètre est de 150 μ dans sa portion proximale.

L'ébauche de la ceinture pelvienne du Python réticulé est donc formée, à ce stade, de chaque côté, par les trois pièces cartilagineuses que l'on rencontre chez les Reptiles possédant des membres normaux : l'ilium dirigé caudalement, le pubis crânialement et à sa partie distale, crânio-médianement et l'*ischium* crânio-médianement ; mais l'*ischium* est réduit : il paraît tronqué, une grande partie de la portion ischiale médiane qui existe chez les lézards à membres fait défaut chez le Python.

6 — EMBRYON AGÉ DE 54 JOURS D'INCUBATION
(pesant 42,04 g et mesurant 46,6 cm de longueur totale)

La morphologie externe de la région cloacale (photographies XXX et XXXI, Planche VIII) présente quelques changements par rapport au stade précédent : la lèvre crâniale du cloaque est assez effacée, à l'exception de ses parties latérales qui forment, de chaque côté, une saillie marquée correspondant à l'emplacement de l'ouverture du canal excréteur de la glande anale correspondante ; on voit sur les photographies XXX à XXXII, Planche VIII, la dépression au centre du proctodaeum qui se relie en profondeur, à l'ouverture de l'urodaeum et fait communiquer cette chambre avec l'extérieur. Les phallus pendent, à partir des bords latéraux du cloaque, en direction caudale et leur extrémité distale est bifurquée, en pince d'écrevisse ; en relevant les phallus, on aperçoit en dessous d'eux, un sillon semi-circulaire qui s'étend depuis la base de la saillie formée par la glande anale jusque vers le centre du proctodaeum.

Les ébauches des membres postérieurs sont bien visibles sur les bords latéraux du cloaque, à une distance latérale d'environ 0,5 à 0,6 mm de la lèvre latérale du cloaque (ou de la saillie correspondant à la glande anale). La distance séparant dans le plan transversal, les deux ébauches des membres est de 5 mm. Chaque ébauche de membre apparaît sur le vivant (photographie XXX, Planche VIII) comme une protubérance à base circulaire, conique dans sa partie distale, entourée par un repli cutané formant une sorte de manchon autour de l'ébauche ; dès que l'embryon a été plongé dans le fixateur (après section de la nuque) on constate que le manchon cutané vient recouvrir presque complètement l'ébauche du membre, ne laissant apparaître que son apex (photographies XXXII et XXXIII, Planche VIII) ; ce mouvement d'enveloppement résulte sûrement d'une irritation causée par les composants du mélange fixateur sur les tissus superficiels de l'ébauche du membre ; l'étude microscopique a montré que déjà aux stades antérieurs, un filet nerveux pénétrait dans l'ébauche du membre et se ramifiait à sa partie distale. Chaque ébauche de membre a un diamètre de 0,6 à 0,7 mm à sa base ; son centre est situé à une distance de 2,5 mm du plan sagittal médian de l'embryon (plan passant par

Source : MNHN, Paris

le centre du proctodaeum) ; bien que la partie distale du membre soit pointue, il n'y a pas de « griffe » cornée, formée à ce stade, à l'extrémité.

L'examen histologique apporte de précieux renseignements sur la structure des ébauches des membres postérieurs et des ceintures et sur les modifications que présentent ces dernières, à ce stade.

L'ébauche du membre postérieur comporte deux pièces cartilagineuses :

a) le fémur, dont la tête est soudée à la cavité d'articulation et également à la partie proximale de l'ilium sur une longueur de 285 μ ; après un court trajet dans la paroi du corps (là, il est relativement mince, mesurant 220 μ de diamètre transversal) il s'élargit beaucoup (photographie XXXIV, Planche IX) et pénètre dans la base du membre : il mesure, alors, 310 à 330 μ de diamètre transversal et est entouré, là, d'un mince manchon d'ossification périchondrale ; puis, il s'amincit et prend sur les sections transversales, une forme elliptique (avec des axes mesurant 200 × 300 μ) (photographie XXXV, Planche IX) et se termine alors, dans un amas de petites cellules mésoblastiques serrées ; cet amas est contigu à une seconde condensation mésoblastique au sein de laquelle est plongé le cartilage distal qui est allongé selon l'axe de la partie distale, conique, de l'ébauche du membre (photographie XXXVI, Planche IX) ; la longueur de ce cartilage atteint 250 μ à ce stade. La hauteur cranio-caudale sur laquelle les coupes transversales intéressent le fémur est de 825 μ, ce qui fait que la longueur réelle de cette pièce cartilagineuse doit être voisine de 1 mm car le trajet du fémur est oblique, il se dirige, depuis la cavité d'articulation, selon un axe latéro-caudal. Les photographies XXXV et XXXVI, Planche IX montrent la structure générale des ébauches des membres et, en particulier, le repli cutané (r.) qui vient entourer l'ébauche du membre en lui formant un manchon protecteur.

Les deux moitiés de la ceinture pelvienne présentent à ce stade, une modification : autour de la cavité d'articulation, il se produit une réunion des parties proximales des pièces cartilagineuses, par une matrice cartilagineuse : les photographies XXXVII et XXXVIII, Planche IX et Planche X montrent cette fusion, à deux niveaux différents, dans la ceinture pelvienne gauche : sur la première photographie, *ischium* et *ilium* sont réunis par une large bande de cellules cartilagineuses et la tête du fémur (F.) est reliée à l'*ilium* ; sur la deuxième photographie, on voit que la tête du fémur est reliée à l'*ilium* par une bande cartilagineuse et l'*ilium* est réuni, encore à ce niveau, à la partie proximale de l'*ischium*. Les coupes traitées par la méthode acide périodique-Schiff mettent bien en évidence le matériel donnant une réaction positive à l'APS dans la substance fondamentale de l'amas de cellules qui unit le fémur aux parties proximales des autres pièces de la ceinture pelvienne. De cette fusion, il résulte que la partie restant libre des baguettes cartilagineuses de la ceinture est réduite : ainsi, crânialement par rapport à la partie soudée de la ceinture, la partie libre de l'*ischium* (photographie XXXIX, Planche X) n'atteint que 100 μ de longueur ; en effet, toute la partie proximale de l'*ischium* est réunie d'abord à la base du *pubis* puis à la partie proximale de l'*ilium*. Le *pubis* s'est beaucoup allongé par rapport au stade précédent ; il a conservé de chaque côté, la forme d'une baguette cartilagineuse qui suit un trajet presque rectiligne en direction crâniale à l'intérieur des côtes, mais cette baguette s'étend, maintenant, sur une hauteur de 3060 μ soit environ 3 millimètres ; les baguettes pubiennes droite et gauche encadrent l'urodaeum (photographie XL, Planche X) et se terminent du côté crânial approximativement au niveau de son bord dorsal (photographie XLI, Planche X). Quant à l'*ilium*, il est soudé par sa base à la tête du fémur, il se prolonge encore, caudalement, sous forme d'une baguette cartilagineuse, sur une longueur d'un peu plus de 500 μ.

Ainsi l'étude microscopique montre qu'à ce stade (embryon âgé de 54 jours), dans chaque moitié de la ceinture pelvienne, les parties proximales des trois pièces de la ceinture sont unies par un ciment cartilagineux ; et le fémur est également fixé, par sa tête, en une position définie sur la ceinture. Seul le cartilage distal, qui soutient l'extrémité conique du membre, reste mobile par rapport à l'extrémité du fémur ; ce phénomène de soudure du fémur à la ceinture et de motilité de l'article distal sont peut-être en rapport avec le rôle que va exercer, au cours de la vie post-natale, ce membre vestigial ; peut-être n'est-il que provisoire, et représente-t-il seulement une étape avant la formation d'une cavité d'articulation.

Source : MNHN, Paris

7 — EMBRYON DE 71 JOURS D'INCUBATION
(pesant 63,86 g et mesurant 61,5 cm de longueur totale)

La photographie XLII, Planche XI montre la morphologie de la région cloacale à ce stade : l'ouverture cloacale est en forme de croissant avec un creux proctodaeal profond ; sur les bords latéraux du cloaque, les ébauches des membres postérieurs entourées de leur revêtement cutané sont bien visibles sous forme de deux petites sphères mesurant 0,8 mm de diamètre ; ce fourreau cutané laisse, au sommet, une ouverture en forme de fente dans laquelle apparaît l'extrémité de l'ébauche du membre (photographie XLIII, Planche XI) ; ces ébauches de membre sont situées à une distance (dans un plan transversal) de 5,5 mm, l'une de l'autre ; le diamètre transversal du corps de l'embryon, à ce niveau, est de 9 mm. Les phallus ne sont plus apparents extérieurement, ils sont rétractés dans des dépressions situées sur les bords latéraux de l'ouverture cloacale et il en est de même des deux saillies des glandes anales ; en exerçant une pression juste en arrière du cloaque, on fait évaginer et saillir les deux phallus et les monticules au sommet desquels s'ouvrent les glandes anales ; pendant cette opération, les membres postérieurs font eux-mêmes saillie.

L'étude histologique apporte les données suivantes sur la structure des ébauches des membres et des ceintures :

Chaque ébauche de membre postérieur comporte deux pièces cartilagineuses : un fémur et un cartilage distal. Le fémur a sa partie proximale unie à la partie proximale des pièces cartilagineuses de la ceinture pelvienne par un amas de cellules cartilagineuses et on ne distingue pas, à ce stade tout au moins, de cavité d'articulation ; le corps du fémur est assez large, de section à peu près cylindrique dans sa portion antérieure et de section grossièrement rectangulaire et de dimensions plus importantes dans sa portion postérieure (photographie XLIV, Planche XI) (il atteint là, 450 µ de longueur dans le sens latéral et 300 µ d'épaisseur dans le sens dorso-ventral) ; l'os a ainsi la forme d'une baguette élargie dans sa partie distale, dirigée latéro-caudalement. Il se rencontre sur une hauteur cranio-caudale de 600 µ. En avant du fémur se situe le cartilage distal (photographie XLV, Planche XI), ayant la forme d'une courte baguette cylindrique cartilagineuse (avec une légère couche ossifiée à sa périphérie) de 150 à 175 µ de diamètre dans sa partie médiane, atteignant 300 µ de longueur ; sa base est plongée dans un amas de cellules denses, entre lesquelles on aperçoit du matériel donnant une réaction positive à l'APS (tissu fibro-cartilagineux), et c'est dans cet amas que se termine l'extrémité distale du fémur ; on ne voit pas, au moins à ce stade, d'articulation entre ces deux éléments.

L'extrémité distale du membre postérieur, plus exactement la partie correspondant au cartilage distal et terminée en pointe est entourée par un repli du tégument formant un véritable fourreau autour de lui ; comme le montre la coupe transversale reproduite sur la photographie XLV, Planche XI, cette partie distale du membre est libre dans ce fourreau ; à ce stade, il n'y a pas encore de griffe cornée formée à l'extrémité du cartilage distal, mais l'épithélium qui recouvre l'apex du membre a acquis la disposition stratifiée et les assises de cellules superficielles sont aplaties et certaines commencent à desquamer.

La ceinture pelvienne est formée de deux moitiés symétriques comportant chacune, comme aux stades antérieurs, trois pièces cartilagineuses :

a) une baguette de forme cylindrique, remontant en direction craniale et légèrement dorsale entre le bord latéral de l'urodaeum et la face interne des côtes ; elle n'est séparée de ces dernières que par quelques faisceaux museulaires et des nerfs. Cette baguette est cartilagineuse mais, sur la presque totalité de sa longueur elle présente une mince couche d'ossification périchondrale. Cette baguette est l'ébauche de l'os pubien ; elle s'amincit progressivement dans le sens cranial et se termine à un niveau transversal correspondant à l'ouverture des canaux de Wolff dans la paroi dorsale de l'urodaeum ; son extrémité distale se situe dans le plan frontal tangent au bord dorsal de l'urodaeum, à ce niveau. Ces baguettes pubiennes occupent une hauteur cranio-caudale de 2450 µ ; leur longueur réelle est un peu supérieure à ce chiffre puisque leur trajet est légèrement oblique (direction : cranio-dorsale).

Source : MNHN, Paris

b) L'*ischium*, qui occupe la même position que chez l'embryon précédent un peu plus jeune, est maintenant très court : sa partie libre, dirigée cranio-médianement n'atteint plus qu'une centaine de μ ; puis il se réunit avec la base du *pubis* et de l'*ilium* par l'intermédiaire d'un amas de cellules cartilagineuses ; la longueur de la partie de l'*ischium* ainsi unie aux autres pièces de la ceinture atteint environ 300 μ ; la partie libre de l'*ischium* est donc très courte et ne s'est pas développée depuis le stade précédent ; elle ne constitue ainsi qu'une sorte de petite excroissance, dirigée médianement, de la ceinture pelvienne.

c) L'*ilium* est dirigé caudalement et dorso-latéralement ; il est encore entièrement cartilagineux (il n'y a pas à sa périphérie, d'ossification périchondrale) ; il se rencontre sur une hauteur cranio-caudale, de 750 μ ; légèrement recourbé et à disposition transversale dans sa partie proximale, il s'incurve, ensuite, pour prendre une direction caudale et latérale et prend une forme cylindrique ; son trajet se situe entre le tégument et le large sinus lymphatique qui se recourbe autour de l'extrémité ventrale des côtes.

Ainsi, par rapport au stade antérieur (embryon âgé de 53 jours) on n'observe pas, chez l'embryon de 71 jours, de modifications notables de la ceinture pelvienne : elle est caractérisée par un grand allongement des *pubis* qui prennent la forme de baguettes cylindriques, l'extrême réduction des *ischiums* et un développement modéré des *iliums* qui se présentent sous la forme de simples baguettes cartilagineuses cylindriques incurvées à leur base, puis dirigées caudalement et latéralement. A leur point d'origine, ces trois pièces de la ceinture sont unies par un amas de cellules cartilagineuses dérivant de la région centrale de la condensation mésoblastique initiale et la tête du fémur est également réunie à la ceinture, par des cellules cartilagineuses : la surface de jonction est cependant marquée par la présence de trois à quatre assises de cellules serrées avec un abondant matériel intercellulaire donnant une réaction positive à l'APS ; mais on ne peut pas parler de cavité d'articulation ; peut-être se formera-t-elle à des stades ultérieurs.

C'est chez cet embryon qui est le plus développé de tous ceux dont je disposais, que la musculature des pièces de la ceinture et du membre a été étudiée [1].

Sur la face ventrale et sur les faces latérales de la baguette cartilagineuse dirigée cranialement, identifiée comme étant le *pubis*, s'insèrent des faisceaux musculaires minces (photographie XLIV, Planche XI), à direction prédominante d'abord dorso-ventrale puis se réunissant ventralement à quelque distance de cette baguette pubienne, pour former deux muscles qui passent ventralement et latéralement au dessus de la zone d'union des pièces de la ceinture et se recourbent vers le côté latéral de la partie proximale du fémur ; là, certaines de leurs fibres se mêlent aux fibres conjonctives voisines et ce sont finalement deux étroits faisceaux musculaires qui se terminent en s'insérant sur la gaine conjonctive bordant la face ventrale du fémur. A ces deux faisceaux s'en était adjoint un troisième issu de fibres insérées sur la face dorsale et dorso-latérale de l'ébauche pubienne.

Un autre faisceau musculaire est inséré sur la face dorsale du fémur, entre les branches divergentes d'un nerf spinal ; en suivant son trajet en direction craniale on constate qu'il passe sous la ceinture pelvienne, longe le bord dorsal de la baguette pubienne, et à mi-hauteur de cette baguette ses fibres viennent au contact de son enveloppe fibreuse et en même temps se mêlent à celles du muscle décrit ci-dessus (qui s'insère sur la face dorsale du *pubis*) et à des fibres disposées dorso-ventralement et issues du bord ventral des vertèbres.

Un muscle très mince, formé de longues et étroites fibres allongées en direction dorso-ventrale, attachées dorsalement à la face ventrale des corps vertébraux, va s'insérer sur l'extrémité distale de l'*ischium* : là ses fibres se terminent en formant un faisceau divergeant, en éventail, qui vient enserrer l'extrémité arrondie de l'*ischium* ; à ce muscle s'adjoignent sur son trajet, des fibres venant de muscles voisins.

Une série de faisceaux musculaires moins importants épousent le contour des parties proximales,

1. La disposition des muscles présentant des modifications d'un stade à l'autre, une étude détaillée de leur développement et de leur position, fondée sur l'examen de tous les stades embryonnaires, fera l'objet d'un autre travail ; seuls sont donnés ici, les résultats essentiels de l'étude histologique effectuée au stade de 71 jours d'incubation.

Source : MNHN, Paris

fusionnées, des pièces de la ceinture pelvienne ; l'un d'eux longe la face interne de l'*ilium* et s'insère sur sa partie médiane ; cette baguette cartilagineuse est également liée à des muscles sous-cutanés.

Dans leur ensemble, les muscles en rapport avec les éléments de la ceinture pelvienne sont de volume réduit ; leur homologie et leur origine embryonnaire seront étudiées d'une manière plus détaillée dans un autre travail.

Source : MNHN, Paris

IV. — DISCUSSION

Comme cela a été souligné dans l'introduction, cette étude embryologique de la formation des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne du Python réticulé a été entreprise en ayant en vue, à côté de la partie descriptive proprement dite, la recherche de données relatives d'une part au mécanisme du développement du membre, d'autre part à des problèmes d'embryologie comparée et d'homologie. Examinons maintenant l'essentiel des résultats obtenus.

1 — SUR LES FACTEURS INTERVENANT DANS LE DÉVELOPPEMENT DES MEMBRES POSTÉRIEURS

On pouvait espérer que l'étude du développement du membre postérieur rudimentaire du Python apporterait des données nouvelles ou des résultats complétant ceux acquis par l'étude embryologique des membres de l'Orvet (*Anguis fragilis L.*). Il n'en a rien été : ni le comportement des somites ni le développement de la crête épiblastique apicale n'ont pu être suivis ; cela est du au fait que le plus jeune embryon à ma disposition était âgé de 7 jours et déjà dans un état de développement avancé ; l'embryon de 9 jours pesait 1,79 gramme. Ce stade est trop tardif pour une étude causale de la morphogenèse du membre rudimentaire et il est possible étant donné le poids élevé de l'embryon de 9 jours, que le stade de la ponte lui-même soit trop tardif ; il est probable que l'embryon doit se développer dans l'œuf *in utero* jusqu'à un stade déjà assez avancé au moment de l'expulsion des œufs ; mes observations suggèrent que le Python réticulé doit présenter un certain degré d'ovoviviparité.

L'étude microscopique de la structure du membre des embryons de Python réticulé âgés de 7 et de 15 jours conduit aux observations suivantes : à ces stades, il n'existe ni crête apicale ni pli apical au sommet du membre postérieur ; or, au stade de 7 jours, le degré de développement des condensations mésoblastiques représentant l'ébauche de la ceinture pelvienne et du fémur du Python est comparable à celui qui se rencontre, pour les mêmes ébauches, chez l'embryon de *Lacerta viridis* âgé de 10 à 11 jours ; chez l'embryon de Python âgé de 15 jours, il n'y a pas, non plus, de pli apical dans l'ébauche du membre postérieur et dans l'ébauche du fémur commence à se déposer du matériel donnant une réaction positive à l'APS ; un degré comparable de début de chondrification de la partie proximale du fémur se rencontre chez l'embryon de *Lacerta viridis* âgé de 14 à 15 jours. Or, chez les embryons de *Lacerta viridis*, il y a encore au sommet des membres postérieurs, à l'âge de 11 ou de 15 jours, un pli apical bien formé : il est donc probable que chez l'embryon de Python âgé de 7 jours, la crête épiblastique apicale de l'ébauche du membre a déjà dégénéré ; il s'agirait là d'une dégénérescence prématurée, et le phénomène serait fondamentalement le même que chez l'Orvet ; toutefois, comme le membre postérieur du Python réticulé continue à se développer et à se différencier pendant une longue période du développement embryonnaire, tandis que celui de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*) voit son développement s'arrêter rapidement, on peut envisager que la crête apicale du membre postérieur de l'embryon de Python ait persisté plus longtemps que celle qui se forme au sommet de l'ébauche du membre de l'embryon d'Orvet ; selon cette conception, la crête apicale présumée de l'ébauche du membre de l'embryon de Python aurait pu exercer, avant sa disparition, une action inductrice plus accentuée,

Source : MNHN, Paris

plus prolongée que celle qui s'exerce chez l'embryon d'Orvet ; ceci expliquerait que le développement du membre postérieur soit plus important chez le Python, que chez l'Orvet. Ces interprétations devront être vérifiées par l'étude d'embryons plus jeunes que ceux dont j'ai disposé pour ce travail.

D'autre part, il est intéressant de noter que, bien que la crête épiblastique apicale fasse défaut chez l'embryon âgé de 7 jours, un certain nombre de différenciations vont s'effectuer dans l'ébauche du membre au cours des jours suivants :

a) Chez l'embryon âgé de 15 jours, un matériel donnant une réaction positive à l'APS commence à se former dans la condensation mésoblastique qui représente l'ébauche du fémur ; chez l'embryon âgé de 22 jours, le fémur est devenu cartilagineux.

b) Chez l'embryon âgé de 22 jours, l'extrémité distale du fémur est au contact d'une condensation mésoblastique distale dépourvue de matériel donnant une réaction positive à l'APS ; chez l'embryon âgé de 40 jours, une pièce cartilagineuse, peut être homologue à un tibia, s'est formée à l'emplacement de cette condensation.

c) Chez l'embryon âgé de 15 jours, il n'y a pas encore de matériel donnant une réaction positive à l'APS dans l'ébauche de la ceinture pelvienne ; cette ébauche est devenue cartilagineuse chez l'embryon âgé de 22 jours.

La comparaison des photographies IV et V, Planche I montrant la structure du membre de l'embryon de 7 jours, aux photographies XXVI *a* et *b*, Planche VII (membre de l'embryon de 40 jours) et aux photographies XXXIV et XXXVI, Planche IX (membre de l'embryon de 54 jours) montre l'étendue des différenciations qui se sont réalisées dans l'ébauche du membre au cours de cette période du développement, pendant laquelle il n'existe plus de crête apicale. Il est possible qu'un certain nombre de ces différenciations relèvent d'un effet inducteur exercé par la crête apicale avant sa disparition mais que cet effet inducteur soit insuffisant et que le développement incomplet, rudimentaire, du membre soit la conséquence d'une dégénérescence relativement précoce de la crête épiblastique apicale.

2 — IDENTIFICATION DES CONSTITUANTS DU SQUELETTE DU MEMBRE POSTÉRIEUR ET DE LA CEINTURE PELVIENNE DU PYTHON RÉTICULÉ

Ebauches du squelette du membre

Dans le membre postérieur, s'individualise d'abord, chez l'embryon âgé de 15 jours d'incubation, une petite tigelle cartilagineuse ; sa partie proximale est contiguë à la ceinture pelvienne et son axe coïncide avec l'axe de la partie saillante de l'ébauche du membre ; par sa position, sa direction, son mode de développement et le stade auquel elle se différencie, cette tige cartilagineuse correspond à l'ébauche du fémur d'un Lacertien ; elle est donc l'homologue de l'ébauche du fémur d'un embryon de Reptile possédant des membres normaux ; mais bientôt son évolution et sa différenciation présentent des particularités : alors que sa partie proximale reste cylindrique et ne s'élargit pas en « tête » de fémur, la portion qui lui fait suite s'élargit, prend une section elliptique (photographie XXVI *a*, Pl. VII), parfois presque quadrangulaire (photographie XLIV, Pl. XI) et diffère ainsi de la partie correspondante, allongée et amincie, d'une ébauche normale de fémur ; en outre, l'ensemble de la pièce ne croit que faiblement ; et finalement, l'ébauche cartilagineuse ainsi formée a une morphologie assez différente de celle d'un fémur normal. Quelles sont les causes de cette morphologie particulière ? Selon la conception classique, élaborée par les anatomistes, la configuration de ce membre postérieur est la conséquence de la réduction progressive, de l'atrophie d'un membre autrefois normal. L'embryologie offre une explication de la réalisation de la forme de cet os : il a été établi chez l'embryon d'Oiseau, que l'ablation très précoce de la crête épiblastique apicale de l'ébauche du membre antérieur supprimait la différenciation des diverses parties du membre ; dans certains cas (ablation au 3e jour) seule la partie proximale de l'humérus se différencie et il ne se constitue qu'un os rudimentaire (Saunders, 1948) ;

Source : MNHN, Paris

un phénomène semblable s'observe chez les Reptiles : j'ai montré (A. Raynaud, 1971 *b*) que chez l'embryon d'Orvet, après la dégénérescence spontanée de la crête apicale, seule une partie du matériel cellulaire qui, normalement, devrait donner naissance au fémur, se développait (les autres cellules dégénérant) ; il en résulte qu'il ne se forme chez cette espèce, qu'un nodule cartilagineux bien différent d'un fémur normal mais correspondant, cependant, à la partie proximale du fémur. Chez l'embryon de Python, on n'observe pas de destruction cellulaire autour de l'ébauche cartilagineuse du fémur et la réduction de cet élément doit relever d'un autre mécanisme ; mais il est probable que l'ébauche cartilagineuse du fémur doit sa forme particulière au fait qu'elle ne représente qu'une partie du fémur ; sans doute, ici également, une action inductrice insuffisante de la crête apicale a-t-elle provoqué la différenciation d'une partie seulement du matériel cellulaire destiné à former le fémur ; le fémur du Python ne correspondrait donc qu'à une partie (la partie proximale et une partie du corps médian) du fémur normal des Reptiles tétrapodes. Chez l'embryon âgé de 40 jours d'incubation, une nouvelle pièce cartilagineuse s'est différenciée en avant du fémur ; elle a été désignée dans ce travail par le terme de « cartilage distal » ; par sa position dans l'ébauche du membre, elle pourrait correspondre à l'ébauche d'un tibia rudimentaire ou à celle d'un tibia et d'un péroné fusionnés et restés rudimentaires (un cartilage semblable a été assimilé à un tibia chez l'embryon de *Python moturus* (A. d'A. Bellairs, 1950, fig. 3 E)) mais son homologie demeure incertaine.

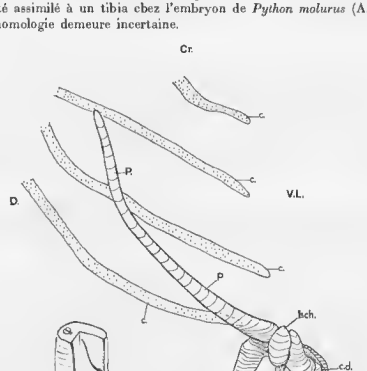


FIGURE 6 *a*. — Reconstruction graphique (Gr. = 31) suivant la méthode des courbes de niveau et des carrés perspectifs de Lison, de la moitié gauche de la ceinture pelvienne, vue du côté médian, d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (Embryon E11 du Tableau). Le *Pubis* (P.) est une longue baguette cartilagineuse qui se dirige cranialement et dorsalement tout en se rapprochant du plan médian et en s'incurvant légèrement ; l'*Ilium* (Il.) se dirige caudalement et dorsalement ; l'*Ischium* (Isch.) est réduit et dirigé cranialement ; le Fémur (F.) se dirige caudalement et latéralement ; il est prolongé par un cartilage distal (c.d.) qui s'enfonce dans une saillie de la paroi cutanée (p.c.). La position des quatre dernières côtes (c.) a été indiquée. Les parties proximales du *Pubis*, de l'*Ischium*, de l'*Ilium* et du Fémur sont unies par des cellules cartilagineuses (partie ombrée par pointillés). (C. : côté caudal ; Cr. : côté cranial ; D. : coté dorsal ; V.L. : côté ventro-latéral). En bas à gauche est schématisée la position des pièces de cette moitié gauche de la ceinture pelvienne, dans le corps de l'embryon.

Source : MNHN, Paris

Constituants de la ceinture pelvienne

Ne disposant pas d'embryons d'autres espèces d'Ophidiens possédant des rudiments de membre et de ceinture pelvienne, j'ai du comparer les étapes de la formation de la ceinture pelvienne du Python à celles de la ceinture pelvienne de Lacertiens pourvus de membre (en particulier *Lacerta viridis*) et d'un lézard serpentiforme, l'Orvet (*Anguis fragilis*) ; bien qu'il s'agisse, là, de formes éloignées, les grandes étapes du développement de la ceinture pelvienne sont fondamentalement les mêmes : forma-

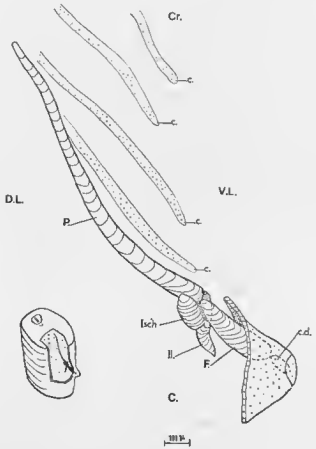


FIGURE 6 *b*. — Reconstruction graphique (Gr. = 31) suivant la méthode des courbes de niveau et des carrés perspectifs de Lison, de la moitié gauche de la ceinture pelvienne, d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (Embryon E11 du Tableau). Ici, cette moitié de la ceinture est vue du côté médio-ventral : le trajet de l'*Ilium* (Il.) est déformé par la perspective, mais les positions relatives du *Pubis* (P.) et de l'*Ischium* (Isch.) sont mieux discernables et le Fémur (F.) est vu dans toute son extension, ainsi que le cartilage distal (c.d.) qui le prolonge. (C. : côté caudal ; Cr. : côté cranial ; D.L. : côté dorso-latéral ; V.L. : côté ventro-latéral). En bas à gauche est schématisée la position des pièces de la ceinture (moitié gauche) dans l'embryon, sous cet angle de vue).

tion d'une condensation mésoblastique initiale, contiguë à la base de celle du membre et s'étendant cranio-caudalement ; puis apparition, chez l'embryon de Lézard, de trois centres de chondrification distincts dans la condensation mésoblastique ; chacun d'eux donne naissance à une petite pièce cartilagineuse : *pubis* et *ischium* naissant des deux centres antérieurs, et se dirigeant cranialement et médianement ; l'*ilium* se formant à partir du centre postérieur et se dirigeant caudalement et dorsalement pour s'appuyer sur les apophyses vertébrales.

Source : MNHN, Paris

Le développement de la ceinture pelvienne du Python suit, dans ses grandes lignes, les étapes qui viennent d'être décrites : il se forme d'abord de chaque côté, une condensation mésoblastique et dans cette condensation s'individualisent trois centres de chondrification : deux antérieurs et un postérieur, encadrant l'ébauche de la partie proximale du fémur ; des deux centres antérieurs naissent des pièces cartilagineuses qui se dirigent cranialement et légèrement du côté médian ; du centre postérieur naît une tigelle cartilagineuse qui se dirige caudalement et dorsalement. Ainsi, par la position occupée par leur partie proximale dans la condensation mésoblastique initiale, par leur situation relative, par la direction qu'elles prennent au cours de leur croissance et par le stade auquel elles se forment (elles prennent naissance peu de temps après le début de la chondrification de l'ébauche du fémur), ces trois pièces cartilagineuses constituant chaque moitié de la ceinture pelvienne de l'embryon de Python s'identifient aux pièces correspondantes de l'ébauche de la ceinture pelvienne d'un lézard : la tigelle cartilagineuse issue du centre de chondrification postérieur et qui se dirige caudalement et dorsalement est l'ébauche de l'*ilium* ; son extrémité est dirigée vers le bord latéral du cœur lymphatique. Des deux tigelles issues des centres de chondrification antérieurs, la plus latérale est l'ébauche du *pubis*, l'autre, l'ébauche de l'*ischium*. Très tôt, la différenciation de ces constituants de la ceinture pelvienne présente des particularités : le pubis s'allonge rapidement et acquiert la forme d'une baguette cartilagineuse cylindrique qui s'incline légèrement du côté médian ; il est probable que ce fort allongement est lié à la grande élongation du tronc de l'embryon de Python ; l'*ischium* reste très court ; *pubis* et *ischium* ne développent pas de lames médianes comme il s'en forme dans la ceinture pelvienne des Lacertiens, par exemple ; il n'y a pas chez le Python réticulé, de symphyse pubienne ni ischiale ; quant à l'*ilium*, il suit le trajet d'un *ilium* normal de Lacertien, mais restant plus court, il n'atteint pas les lymphapophyses. Enfin, à partir du stade de 54 jours d'incubation, les parties proximales des trois constituants de chaque moitié de la ceinture pelvienne sont unies par les cellules, devenues cartilagineuses, de la partie centrale de la condensation mésoblastique initiale.

Ainsi cette étude embryologique permet d'établir, sans difficulté, l'homologie des pièces de la ceinture pelvienne de l'embryon de Python : cette ceinture est formée, de chaque côté, par trois éléments un *pubis* très allongé, un *ischium* réduit et un *ilium*

Comparaison entre la constitution de la ceinture pelvienne du Python et celle d'autres Ophidiens

L'identification des constituants de la ceinture pelvienne du Python réticulé, fondée sur des données embryologiques conduit à rectifier les homologies proposées pour ces structures par les études d'anatomie et d'anatomie comparée.

Lors des premières études du squelette des *Boïdae*, il y a un peu plus d'une centaine d'années, Mayer (1825) avait assimilé à un *tibia*, la longue tigelle osseuse qu'il avait découverte, prolongeant cranialement la ceinture et le membre postérieur rudimentaire, chez le *Python scytale* ; notre étude indique qu'il devait s'agir, très probablement, du *pubis*. Dans le fascicule VIII, consacré aux Reptiles de son « Traité de Zoologie », Ed. Perrier (1928) donne un dessin (fig. 2067, p. 3015 du Traité) des pièces squelettiques de la région cloacale d'un *Python sebae* : il représente deux longues baguettes cylindriques (une de chaque côté) issues de la ceinture pelvienne, dirigées cranialement et dorsalement et dont l'extrémité distale s'appuie contre la colonne vertébrale ; il homologue chacune de ces baguettes à un *ilium* ; notre étude indique qu'il s'agit certainement des *pubis* et que ces éléments ont été inclinés trop dorsalement sur cette reconstitution.

Nous avons vu également, dans l'introduction et l'historique de ce travail, que chez les deux fœtus de *Trachyboa boulengeri* qu'il avait étudiés, A. d'A. Bellairs (1950) supposait que les deux baguettes cartilagineuses de la ceinture pelvienne (les « processus antérieurs ») dirigées cranialement (une de chaque côté) pouvaient correspondre à des *iliums* ; l'étude embryologique effectuée chez le Python indique que ces baguettes doivent être des *pubis*. Plus récemment, Gasc (1966) a effectué une étude anatomique des membres pelviens vestigiaux du Python de Seba ; il décrit parmi les « appendices cloacaux », les deux baguettes osseuses cylindriques (une de chaque côté), s'étendant obliquement d'avant en arrière et de haut en bas, en dedans des dernières côtes ; il reprend la terminologie de Bel-

Source : MNHN, Paris

lairs (1950) et les dénomme « processus antérieurs » ; ultérieurement, une étude d'anatomie comparée (ostéologie et myologie) des ceintures pelviennes et des membres postérieurs chez des Sauriens tétrapodes et apodes (de type *Ophisaurus* et *Dibamus*) et en particulier l'étude des rapports contractés par la ceinture pelvienne avec l'axe vertébral a conduit Gasc (1968) à envisager à titre d'hypothèse de travail (voir introduction) que la baguette proximale puisse être l'homologue d'un segment appendiculaire (fémur ou tibia) ; cette hypothèse montrait la difficulté de l'interprétation de la constitution de la ceinture pelvienne tant que la véritable identité de cette baguette osseuse longitudinale antérieure n'avait pas été reconnue ; l'identification de cette pièce, à un pubis conduit à abandonner cette tentative d'explication. Chez les *Aniliidae* (Cylindrophis, Anilius), M. Mlynarski et Z. Madej (1961) décrivent (et figurent) parmi les éléments de la ceinture pelvienne, un constituant grossièrement cylindrique ou légèrement conique, dirigé cranialement ; ils l'homologuent à un *ilium* ; si cette ceinture pelvienne est comparable à celle du Python, cet élément, qui est dirigé cranialement, doit correspondre au *pubis* et l'élément dirigé dorso-caudalement (qu'ils homologuent à un *ischium*) doit être l'*ilium*. Les études de R. Essex (1927) de J. C. List (1955) ont donné de nombreux exemples de cas d'Ophidiens chez lesquels les ceintures pelviennes sont très rudimentaires, avec des *pubis* réduits à de simples baguettes cylindriques, rectilignes ou incurvées, dirigées cranialement ; il en est ainsi, chez *Glauconia* (*Leptotyphlops*) *nigricans*, *Glauconia albifrons* ; ces cas sont à rapprocher du cas du Python ; dans d'autres cas (nombreuses espèces de Typhlops), l'état très rudimentaire de la ceinture pelvienne rend l'identification de ses constituants incertaine ; il en est de même pour diverses espèces de lézards serpentiformes (Acontias, Ophiodes, Anniella) (S. Stokely (1947)) et d'Amphisbeniidae ; et dans le fascicule II du tome XVI, consacré aux Reptiles, du Traité de Zoologie de P. P. Grassé, J. Guibé (1970) a été amené à conclure après examen de ces divers cas : « L'identité et l'homologie des vestiges pelviens n'est pas clairement établie » ; la nécessité d'entreprendre l'étude embryologique de la formation de la ceinture pelvienne chez ces espèces s'impose donc, pour pouvoir établir l'homologie de ses éléments constituants.

3 — LA FORMATION ET LA NATURE DES APPENDICES PELVIENS DES BOÏDÉS

L'existence de ces appendices postérieurs chez les *Boidae*, les *Typhlopidae*, *Leptotyphlopidae* et les *Aniliidae* pose un certain nombre de problèmes touchant à l'embryologie et à l'évolution des Reptiles.

a) Sur le plan embryologique il faut expliquer la présence de ces appendices postérieurs rudimentaires alors que toute ébauche de membre antérieur fait défaut.

Les observations et les recherches expérimentales effectuées chez les embryons d'Orvet, de Lézard et de Couleuvre (A. Raynaud, 1962 *a*, 1962 *b*, 1963, 1968, 1969, 1971 *a*, 1971 *b*, 1974 *c* ; A. Raynaud et J. Raynaud, 1963, 1966 ; A. Raynaud et J. Vasse, 1968 *a*, 1968 *b*, 1969, 1970) ont conduit à mettre en évidence les relations existant entre certains somites (S6-S9) ou (S6-S14) et le développement de la jeune ébauche du membre. D'un autre côté, les observations des anatomistes (A. N. Sewertzoff (1931), J. P. Gasc (1965, 1966) en particulier) ont mis en évidence la relation existant entre l'augmentation du nombre des vertèbres — corrélative à l'élongation du tronc — et la condition rudimentaire des membres. Dès lors le problème fût replacé sur le plan embryologique : « Existe-t-il une relation entre cette élongation du corps de l'embryon, la segmentation du mésoderme para-axial en un nombre élevé de somites et la réduction du nombre des somites qui forment des prolongements ventraux allant vers l'ébauche du membre ? » (A. Raynaud et J. Vasse, 1968 *b* ; A. Raynaud, 1969). La réduction, à 4, du nombre des somites formant chez l'embryon d'Orvet, des prolongements ventraux pénétrant dans l'ébauche du membre (A. Raynaud et J. Vasse, 1968 *a* et 1968 *b*), l'absence de formation de prolongements ventraux des somites thoraciques et de membres antérieurs chez les embryons d'Ophidiens qui possèdent un nombre élevé de somites (plus de 200 chez la Couleuvre, par exemple (A. Raynaud et Cl. Pieau, 1970)), les anomalies de la formation de la crête apicale épiblastique chez l'embryon d'Orvet (A. Raynaud, 1962, 1971 *a*) m'ont conduit à envisager que « les divers degrés de réduction

Source : MNHN, Paris

des membres qui s'observent chez de nombreuses espèces de Reptiles relèvent de déficience *de formation* ou *de fonction* des prolongements somitiques » (A. Raynaud, 1971 *a*). Chez les Ophidiens, l'absence de membres doit être la conséquence de l'absence de formation de prolongements ventraux, par les somites situés à hauteur du segment du tronc où naissent chez les autres Reptiles, les ébauches de membres ; il est très probable que cette absence de formation de prolongements ventraux est la conséquence de la formation d'un nombre très important de somites à partir du cordon de mésoderme para-axial. Dès lors, eu égard au problème posé au début de ce paragraphe, on peut admettre à titre d'hypothèse de travail que l'augmentation du nombre des somites c'est-à-dire la segmentation du cordon mésodermique para-axial a été chez certaines espèces, beaucoup plus accentuée dans la région antérieure, thoracique par exemple, que dans la région postérieure : ainsi, chez quelques espèces d'Ophidiens, une certaine fonction somitique aurait pu encore, s'exercer dans la région postérieure du tronc et déterminer la formation de membres postérieurs rudimentaires ; ce serait le cas chez le Python (A. Raynaud, 1971 *c*). Notons que cette hypothèse de travail conduit à rechercher quels sont les facteurs qui déterminent le degré de segmentation des cordons mésodermiques para-axiaux, c'est-à-dire qui interviennent dans la formation d'un nombre défini de somites : s'agit-il d'une influence du tube neural ou de la chorde dorsale, comme certaines observations permettent de l'envisager (en particulier celles de G. Nicolet, 1970, R. Lanot, 1971, chez l'embryon de Poulet) ?

b) Le second problème posé par cette étude a trait à la nature de ces appendices postérieurs des *Boïdae* et de quelques autres Ophidiens. D'une manière générale, il est admis que les Serpents dérivent de formes de Reptiles tétrapodes (peut-être adaptées à la vie souterraine ou aquatique ; voir A. d'A. Bellairs et G. Underwood, 1951) ; la conception de l'évolution régressive des membres est bien exposée par A. N. Sewertzoff (1931) : les précurseurs des Serpents seraient des reptiles de type lézard, tétrapodes, pentadactyles, chez lesquels le corps se serait allongé par suite de l'augmentation du nombre des vertèbres présacrales et chez lesquels les extrémités se seraient réduites et auraient complètement régressé, sauf dans quelques familles (*Boïdae*, *Typhlopidae*) chez lesquelles se seraient conservés de petits rudiments de la ceinture pelvienne et des extrémités postérieures ; cette réduction des extrémités se serait effectuée selon un « processus orthogénétique négatif » (Sewertzoff, 1931). Les recherches des anatomistes sur la phylogenèse des Ophidiens (elles ont été résumées dans un article de A. d'A. Bellairs et G. Underwood, 1951) et l'étude des membres rudimentaires des Ophidiens (Essex, 1927 ; D. D. Davis, 1936 ; W. H. Stickel et L. F. Stickel, 1946 ; A. d'A. Bellairs, 1950 ; J. C. List, 1955 ; M. Mlynarski et Z. Madej, 1961) conduisent à considérer que ces appendices cloacaux sont des vestiges de membres autrefois mieux développés et de plus, transformés par spécialisation, en organes ayant une fonction sexuelle (utilisés au moment de l'accouplement) ; à ce sujet, A. d'A. Bellairs (1950) s'exprime ainsi : « In the *Boïdae* and probably also in the *Aniliidae* and *Leptotyphlopidae*, however, the limbs in the males, though useless for the purpose of locomotion, have been converted into accessory sexual organs. This change in the role of the limbs, which must have occured before the free extremities were lost, has apparently been effective in preventing the loss of these structures not only in the males, but also in the female of the species ». Que nous apporte l'embryologie au sujet de la validité de cette conception ? Tout d'abord une constatation générale : il semble que dans les cas où l'ébauche du membre reste rudimentaire (membres de l'embryon d'*Anguis fragilis*) ou est absente (Ophidiens), cette condition rudimentaire ou cette absence de membre soient la conséquence d'une altération des premières fonctions inductrices intervenant dans le développement du membre : facteur somitique, puis crête épiblastique apicale ; dès lors, ces états rudimentaires ou cette absence de membre semblent devoir résulter d'un arrêt partiel ou total de la formation de l'ébauche du membre et ceci, dès l'origine, plutôt que de la réduction progressive d'une ébauche autrefois normalement constituée (A. Raynaud, 1971 *a*) ; les observations embryologiques ne plaident donc pas en faveur de l'idée que ces appendices rudimentaires représentent des vestiges de membres autrefois bien développés ; aussi est-ce à dessein que dans ce travail, je n'ai pas employé les termes de « vestiges » ou de « membres vestigiaux » ou « membres réduits » pour désigner ces membres rudimentaires. Il y a plus : le développement de ces membres postérieurs du Python, présente très tôt des particularités ; en particulier, la différenciation de la forme de la pièce squelettique homologue à un fémur diffère très tôt, comme nous l'avons vu plus haut, de celle d'un fémur d'un Reptile tétrapode ; le cartilage distal, qui par sa position peut correspondre à

Source : MNHN, Paris

un tibia, est très différent, par sa forme, d'un tibia normal. Dès lors, on peut envisager qu'à partir des matériaux d'une très jeune ébauche de membre, se soient différenciées des pièces squelettiques qui auraient été, dès l'origine, modelées d'une autre façon que les constituants de l'ébauche normale d'un membre ; d'autre part, il s'est développé autour de ces appendices postérieurs, un repli cutané formant un fourreau rétractable, dont il n'existe pas l'équivalent dans les ébauches de membres normaux. Cette structure de ces appendices postérieurs pourrait avoir été déterminée dès l'origine, par des facteurs morphogènes conditionnés par des facteurs héréditaires, plutôt qu'être la conséquence de la transformation progressive d'un membre, en organe sexuel accessoire, au cours de l'évolution des Reptiles [1]. Cette conception remettrait en question la nature de ces appendices : s'ils ne représentent pas des vestiges de membres locomoteurs autrefois bien conformés, ayant subi des modifications régressives et successives, peut-on conserver pour désigner ces appendices, les termes de « membres postérieurs rudimentaires » ? Ne faudrait-il pas plutôt les considérer comme des structures spéciales, sortes de « membres sexuels » ayant une fonction définie, un rôle au moment de l'accouplement ? Nous ne pouvons qu'attirer l'attention sur ces problèmes en attendant que de nouvelles recherches apportent des éclaircissements sur la nature de ces appendices postérieurs.

1. Dans l'hypothèse d'une transformation régressive des membres, il faut admettre que le facteur qui l'a déterminée ait exercé son influence par l'intermédiaire d'une modification de la morphogenèse des somites ou de leurs aptitudes fonctionnelles, chez l'embryon.

Institut Pasteur (*Service d'Embryologie expérimentale, 20, rue des Moulins*, 95 - Sannois, *Val d'Oise*).

Source : MNHN, Paris

V. — RÉSUMÉ

Une étude embryologique de la formation des appendices postérieurs et de la ceinture pelvienne a été faite, chez des embryons de Python réticulé (*Python reticulatus*).

La région cloacale de 9 embryons, âgés de 7 à 71 jours d'incubation, a été étudiée sur coupes histologiques sériées. Cette étude a mis en évidence les faits suivants :

Chez l'embryon âgé de 7 jours d'incubation, les ébauches des membres postérieurs ont la forme de petites surélévations coniques formées d'un amas de cellules mésoblastiques recouvert par un épiblaste mince ; au sommet de cette ébauche, il n'existe pas de crête épiblastique ; la partie interne de l'ébauche est constituée d'un mésenchyme lâche ; une condensation mésenchymateuse existe dans l'axe de la partie basale de cette ébauche ; elle est en continuité avec celle qui est située à la base du membre et qui représente l'ébauche de la ceinture pelvienne.

Ces ébauches des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne vont se différencier progressivement :

Chez l'embryon âgé de 15 jours, il se différencie dans la partie basale de l'ébauche du membre, une petite tigelle en voie de chondrification dont la base (partie proximale) est contiguë à l'ébauche de la ceinture (encore non chondrifiée) ; cette tigelle est l'ébauche du fémur. Chez l'embryon âgé de 22 jours, une condensation mésoblastique douse s'est formée juste en avant de l'extrémité distale du fémur (devenu entièrement cartilagineux) ; chez l'embryon âgé de 40 jours, une pièce cartilagineuse s'est constituée à partir de cette condensation mésoblastique. L'ébauche du membre postérieur comprend donc désormais deux constituants : un fémur, rudimentaire et un cartilage distal ; ces deux constituants vont croître légèrement jusqu'au terme de la vie dans l'œuf ; au voisinage de ce terme, le fémur atteint alors une longueur de l'ordre de 1 mm et le cartilage distal, une longueur de 0,3 à 0,4 mm. Au stade de 40 jours apparaît à la base du membre, un repli cutané qui va se développer progressivement et former, à partir du stade de 50 jours, un fourreau cutané rétractable autour de l'ébauche du membre.

L'ébauche de la ceinture pelvienne encore mésenchymateuse au stade de 15 jours est devenue cartilagineuse chez l'embryon âgé de 22 jours d'incubation ; à ce stade apparaissent dans chaque moitié de cette ébauche, trois centres de chondrification ; à partir des deux centres antérieurs, se développent deux tigelles cartilagineuses dirigées antérieurement ; du centre postérieur naît une tigelle cartilagineuse qui se dirige caudalement et dorsalement. La position de leur partie proximale dans la condensation mésoblastique initiale, leur situation relative et leur direction permettent d'homologuer ces trois tigelles cartilagineuses aux trois constituants de l'ébauche de la ceinture pelvienne d'un Lacertien : la tigelle cartilagineuse postérieure dirigée caudalement et dorsalement est l'ébauche de l'*ilium* ; des deux tigelles antérieures, la plus latérale (et la plus longue) est l'ébauche du *pubis* ; l'autre, courte, est l'ébauche de l'*ischium*. Ces trois pièces s'accroissent au cours du développement de l'embryon : au stade de 53 jours d'incubation, le pubis atteint une longueur d'environ 3 mm (il a la forme d'une longue baguette cylindrique dirigée cranialement), l'ischium est toujours court (0,2 à 0,3 mm) ; l'ilium atteint une longueur de 0,5 à 0,6 mm. L'identification des trois constituants de cette ceinture pelvienne conduit à rectifier les homologies proposées sur la base de l'anatomie comparée, par les auteurs antérieurs, pour les constituants de cette ceinture chez les *Boïdae* adultes et probablement aussi chez les représentants d'autres familles (*Aniliidae, Typhlopidae, Leptotyphlopidae*).

Les problèmes posés par la formation et la nature des appendices postérieurs de ces Ophidiens sont discutés en tenant compte des données récentes de l'embryologie expérimentale et des observations faites sur la formation des ébauches des membres chez un reptile serpentiforme, l'Orvet (*Anguis fragilis*).

Source : MNHN, Paris

VI. — REMERCIEMENTS

Ce travail a été rendu possible grâce à l'obligeance de Monsieur le Comte de La Panouse et de Messieurs les Vicomtes Paul et Raoul de La Panouse qui ont mis à ma disposition un certain nombre d'œufs de Python réticulé pondus dans le vivarium du Château de Thoiry-en-Yvelines. Je leur exprime, ici, toute ma gratitude.

En ce qui concerne la partie technique, Messieurs Gonnaud, Pellier et Detail m'ont aidé, le 15 janvier 1971, à prélever, avec la collaboration de Madame Raynaud, un certain nombre d'œufs parmi ceux incubés par la mère ; l'adhérence des œufs entre eux et la vigilance du Python ont rendu cette opération délicate et elle n'a pu être menée à bien que grâce aux connaissances et à l'aide de ces spécialistes. Ultérieurement Monsieur Cl. Pellier et Monsieur Lacombe m'ont apporté au Laboratoire, d'autres œufs prélevés, isolément, dans la ponte ; je leur dis ici, tous mes remerciements.

Les nombreuses coupes sériées de la région génitale et cloacale des embryons ont été réalisées par Mademoiselle J. Defoort, aide-biologiste du C.N.R.S. et par Mademoiselle E. Danteuil, aide-technique du C.N.R.S.

Les photographies des embryons, *in vivo* ou après fixation, ont été réalisées au Laboratoire de Sannois : j'ai utilisé pour cela, la chambre noire verticale Nachet et l'objectif S O M Berthiot (1 : 3,5 F = 50 donnant un grandissement d'environ 5 fois). Mademoiselle Danteuil a réalisé les agrandissements et les tirages sur papier. Quatre dessins de la région cloacale ont été réalisés au moyen de la chambre claire, chez des embryons fixés et deux reconstruction des pièces de la ceinture pelvienne et des membres supérieurs ont été effectuées, l'une par une méthode simplifiée, l'autre par la méthode des carrés perspectifs, de Lison (cette dernière a été réalisée par Mademoiselle E. Danteuil, avec l'aide de Monsieur Cl. Picau).

Source : MNHN, Paris

VII. — BIBLIOGRAPHIE

E. d'Alton. — Beschriebung des Muskelsystem einer *Python bivittatus*. *J. Muller's Archiv*, 1834, pp. 346-364, 432-450, 528-543.

E. d'Alton. — De pythonis et boarum ossibus. Haale, 1836.

A. d'A. Bellairs. — The limbs of Snakes, with special reference to the hind limb of *Trachyboa boulengeri*. *Brit. J. Herpet.*, 1950, **1**, pp. 73-82.

A. d'A. Bellairs et G. Underwood. — The origin of snakes. *Biol. Revi ws*, 1951, **26**, pp. 193-237.

D. D. Davis. — Courtship and mating behaviour in snakes. *Zool. Ser. Field. Mus. Nat. Hist.*, 1936, **20**, pp. 257-290.

R. Essex. — Studies in Reptilian degeneration. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1927, **2**, pp. 879-945.

J. P. Gasc. — Les Rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2e Sér., 1965, **37**, n° 6, pp. 916-925 et 1966, **38**, n° 2, pp. 99-110.

J. P. Gasc. — Un cas particulier de l'adaptation à la vie souterraine : le lézard serpentiforme, *Dibamus*, Dumeril et Bibron. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1967, **265**, pp. 41-43.

J. P. Gasc. — Contribution à l'ostéologie et à la myologie de *Dibamus novaeguineae* Gray (Sauria, Reptilia). Discussion systématique. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 1968, **10**, pp. 127-150.

J. Guibé. — La réduction des membres, pp. 194-201, in « Traité de Zoologie » du Professeur P. P. Grassé, tome XVI (Reptiles, caractères généraux et Anatomie), fascicule II. Masson et Cie, Paris, 1970.

H. Krieg. — Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa*. *Arch. f. Entwickl.*, 1919, **45**, pp. 571-601.

R. Lanot. — La formation des somites chez l'embryon d'Oiseau : étude expérimentale. *J. embryol. exp. Morph.*, 1971, **26**, pp. 1-20.

J.-C. List. — External limb vestiges in Leptotyphlops. *Herpetologica*, 1955, **11**, pp. 15-16.

Mayer. — Ueber die hintere Extremität der Ophidier. *Nova Acta Acad. Caesarae Leopoldino*. Carolinoe, 1825, **12**, pp. 819-842.

Mayer. — Fernere Untersuchungen die hintern Extremität de Ophidier ; *Zeitschr. f. Physiol.*, 1829, **3**, pp. 249-256.

M. Mlynarski et Z. Madej. — The rudimentary limbs in Aniliidae (Serpentes). *Brit. J. Herpet.*, 1961, **3**, pp. 1-6.

G. Nicolet. — Étude autoradiographique de la destination des cellules invaginées au niveau du nœud de Hensen de la ligne primitive achevée de l'embryon de poulet. *Acta Embryol. Morph. exp.*, 1965, **8**, pp. 213-220.

Ed. Perrier. — Traité de Zoologie, fasc. VIII. Oéveloppement embryogénique des Vertébrés Allantoïdiens. Les Reptiles. Masson et Cie, édit., Paris, 1928.

A. Raynaud. — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1962*a*, **254**, pp. 3449-3451.

A. Raynaud. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*) au cours de leur développement et de leur régression. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1962*b*, **254**, pp. 4505-4507.

Source : MNHN, Paris

A. Raynaud. — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. Zool. France*, 1963, **88**, pp. 299-324.

A. Raynaud. — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques de l'embryon de Couleuvre tessellée (*Tropidonotus tessellata*, Laur.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1968, **266**, pp. 1593-1595.

A. Raynaud. — On the factors involved in the arrest of development of the limb buds in the lizard *Anguis fragilis L.* — *Indian J. Zoot.*, 1969, **10**, pp. 47-53.

A. Raynaud. — Nouvelles observations sur l'intervention des prolongements des somites dans la morphogenèse précoce des membres chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971*a*, **72**, pp. 311-314 (séance du 21 décembre 1970).

A. Raynaud. — Sur le développement des ébauches des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971*b*, **273**, pp. 181-184.

A. Raynaud. — Le développement embryonnaire des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne du Python réticulé (*Python reticulatus*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1971*c*, **273**, pp. 380-383.

A. Raynaud et Cl. Pieau. — Contribution à l'étude des premiers stades de la formation des organes copulateurs chez les Reptiles. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Série A, Zoologie*, 1970, **58**, pp. 143-187.

A. Raynaud et J. Raynaud. — Étude comparative du développement des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*) et de l'embryon de Lézard vert (*Lacerta viridis L.*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1963, **257**, pp. 2886-2889.

A. Raynaud et J. Raynaud. — Données préliminaires sur la détection histochimique des phosphatases dans les ébauches des membres de l'Orvet (*Anguis fragilis L.*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1966, **263**, pp. 1475-1478.

A. Raynaud et J. Vasse. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres chez les embryons de Reptiles. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1968*a*, **266**, pp. 2157-2159.

A. Raynaud et J. Vasse. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). *Arch. Anat. micr. morph. exp.*, 1968*b*, **57**, pp. 227-254.

A. Raynaud et J. Vasse. — Les relations entre les somites et la crête de Wolff chez les embryons de Reptiles. *Arch. Biol.* (Liège), 1969, **80**, pp. 95-120.

A. Raynaud et J. Vasse. — Sur l'activité de l'épiblaste et du mésoblaste, au cours des premiers stades de la formation des membres, chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*) et de Lézard vert (*Lacerta viridis Laur.*) ; étude histologique et autoradiographique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1970, **271**, pp. 1908-1911.

J. W. Saunders. — The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. *J. exp. Zool.*, 1948, **108**, pp. 363-403.

J. G. Schneider. — Historiae Amphibiorum — Iéna, 1799.

A. N. Sewertzoff. — Studien über die Reduktion des Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, 1931, **53**, pp. 611-699.

W. H. Stickel et L. F. Stickel. — Sexual dimorphism in the pelvic spurs of *Enygrus. Copeia*, 1946, n° 1, pp. 10-12.

P. S. Stokely. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of Lizards. *Am. Midl. Natur.*, 1947, **38**, pp. 725-754.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 021 6

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

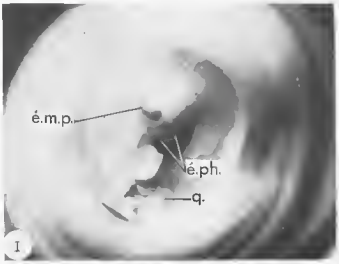
Photographie I. — Vue générale de la partie postérieure du tronc d'un embryon de Python réticulé âgé de 7 jours d'incubation. Sur le bord latéral de la région cloacale, on aperçoit l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.), (é.ph. : ébauches phalliques ; q. : queue, sectionnée). (Gr. = 9,3).

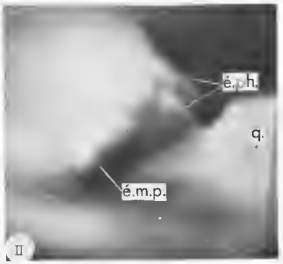
Photographie II. — Vue à un plus fort grossissement (Gr = 23,5) de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 7 jours, de la photographie I. L'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.), récliner contre la paroi du cloaque, par la pression exercée par la spire, voisine, du corps, présente l'aspect d'une palette ; les ébauches phalliques (é.ph.) commencent à s'individualiser.

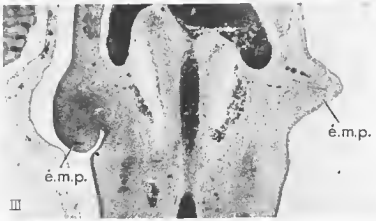
Photographie III. — Coupe histologique à travers la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 7 jours d'incubation ; les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) sont intéressées par la coupe. (Gr. = 35,3).

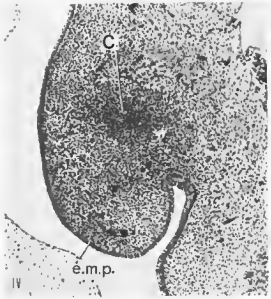
Photographies IV et V. — Vues à un plus fort grossissement des ébauches des membres postérieurs droit (phot. IV) et gauche (phot. V) de l'embryon de Python réticulé âgé de 7 jours d'incubation. Noter, dans ces ébauches, l'absence de crête épithélastique apicale et la présence d'une condensation mésoblastique représentant l'ébauche de la ceinture pelvienne (C.) et du squelette du membre (c.). (Gr. = 101).

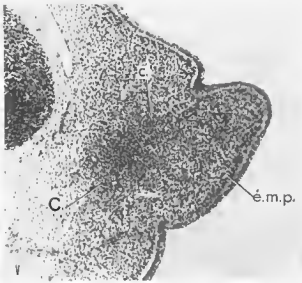
Source : MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

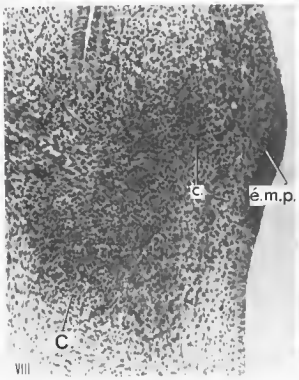
Photographie VI. — Vue générale de l'embryon E3 de Python réticulé, âgé de 9 jours d'incubation, pesant 1,79 gramme. Noter l'aspect lézardiforme de la tête à ce stade ; de part et d'autre du cloaque on aperçoit les deux petites ébauches, saillantes, de membres postérieurs. (Gr. = 2,9).

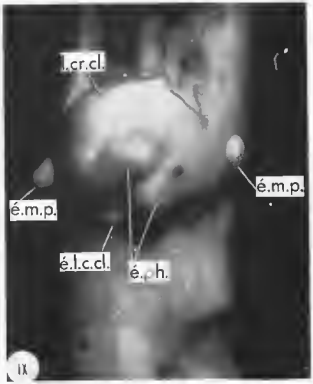
Photographie VII. — Vue, à un plus fort grossissement, de la région cloacale, de l'embryon précédent (E3) ; les deux ébauches phalliques (é.ph.) légèrement saillantes et coniques encadrent la membrane cloacale (m.cl.) ; plus latéralement on distingue l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.). (é.l.c.cl. : ébauche de la lèvre caudale du cloaque ; q. : queue). (Gr. = 11,5).

Photographie VIII. — Coupe histologique à travers l'ébauche d'un membre postérieur (é.m.p.) de l'embryon E3. On aperçoit, à la base du membre, la condensation mésoblastique (C.) représentant la première ébauche de la ceinture pelvienne ; elle est en continuité avec une autre condensation (c.) qui s'enfonce dans l'axe du membre. (Gr. = 172).

Photographie IX. — Vue ventrale de la région cloacale de l'embryon E4 de Python réticulé, âgé de 15 jours d'incubation et pesant 2,45 grammes ; les ébauches phalliques (é.ph.) sont repliées médianement sur la membrane cloacale ; en avant d'elles, la large lèvre craniale du cloaque (l.c.cl.) forme un arc ; sur les côtés latéraux du cloaque, font saillie les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.). (é.l.c.cl. : ébauche de la lèvre caudale du cloaque). (Gr. = 13).

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

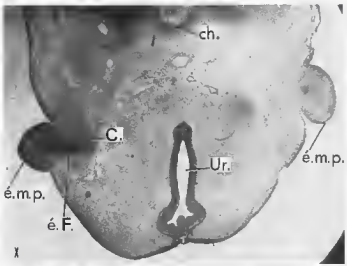
Photographie X. — Coupe transversale à travers la région cloacale de l'embryon b3 de Python réticulé, âgé de 15 jours d'incubation ; la section intéresse les deux ébauches de membres postérieurs (é.m.p.) ; dans l'ébauche droite on aperçoit l'ébauche du fémur (é.F.) en voie de chondrification et la condensation mésenchymateuse (C.) constituant à ce stade, l'ébauche de la ceinture pelvienne. (eb. : cloaque dorsale ; Ur. : uroïdaeum). (Gr. = 38,7).

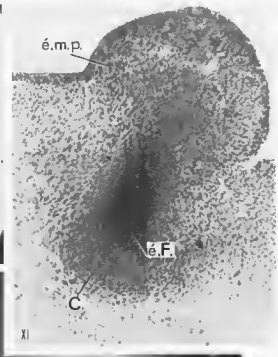
Photographie XI. — Vue à un fort grossissement (Gr. = 160) de l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.) de l'embryon E4 de Python réticulé. L'ébauche du fémur (é.F.) est en voie de chondrification (la coupe a été traitée par la réaction à l'APS) mais il n'y a pas encore de matériel donnant une réaction positive à l'APS dans la condensation mésenchymateuse (C.) représentant l'ébauche de la ceinture pelvienne.

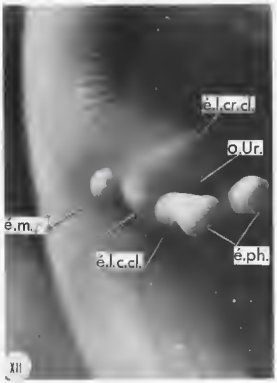
Photographie XII. — Région cloacale, en vue latéro-ventrale, d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours d'incubation, pesant 4,3 gr. et mesurant 17,4 cm de longueur totale (Embryon E5). Le relief du cloaque est bien indiqué : la lèvre crâniale (l.cr.cl.) et la lèvre caudale (l.c.cl.) délimitent le proctodaeum au centre duquel se situe l'ouverture de l'uroïdaeum (o.Ur.) ; les ébauches phalliques (é.ph.) ont la forme de deux tiges cylindriques perpendiculaires à la surface ventrale du corps ; l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.p.) est bien visible. La flèche indique une petite dépression sur le bord latéral de la lèvre du cloaque ; elle correspond à la position du conduit excréteur de la glande anale. (Gr. = 16).

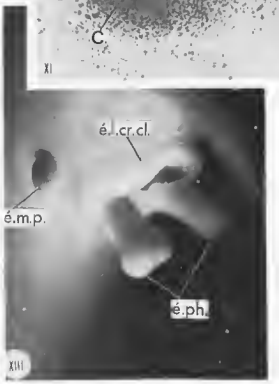
Photographie XIII. — Une autre vue de la région cloacale de l'embryon de Python âgé de 22 jours, montrant le relief de la lèvre crâniale du cloaque (l.cr.cl.) et le détail de la partie distale des phallus (é.ph.). (é.m.p. : ébauche du membre postérieur droit). (Gr. = 18).

Source : MNHN, Paris









BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Photographie XIV. — Coupe transversale de la région cloacale, à hauteur de l'ouverture de l'urodaeum (o.Ur.) d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours d'incubation ; la coupe montre la position des ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) par rapport aux ébauches phalliques (é.ph.) et à l'ouverture urodynale (o.Ur.). (ch.d. : chorde dorsale ; C. : côte ; c.gld.a. : ébauche de la glande anale ; F. : fémur ; Il. : *ilium* ; m.rl. : membrane cloacale ; m.r. : grand muscle rétracteur du phallus). (Réaction APS). (Gr. = 28).

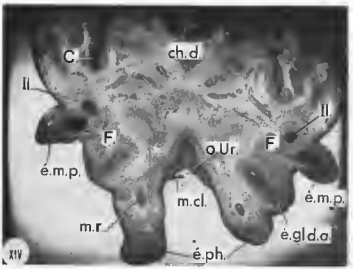
Photographie XV. — Coupe, selon l'axe, intéressant toute l'ébauche du membre postérieur droit d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. (C. : condensation mésenchymateuse représentant une partie de la ceinture pelvienne ; co.d. : condensation mésoblastique distale (apicale) ; F. : fémur ; n. : nerf). (Réaction APS). (Gr. = 85).

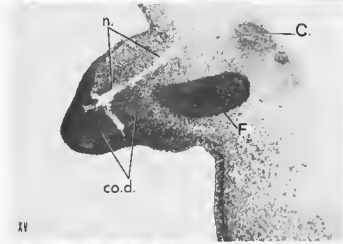
Photographie XVI. — Coupe parallèle au grand axe, mais intéressant la partie postérieure, de l'ébauche du membre postérieur droit d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. (co.d. : condensation mésoblastique apicale ; gl.a. : glande anale droite ; F. : ébauche cartilagineuse du fémur ; Il. : ébauche cartilagineuse de l'*Ilium*). (Coloration hémalun-éosine-safran). (Gr. = 87).

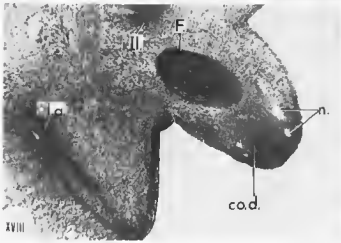
Photographie XVII. — Coupe à travers la partie axiale de l'ébauche du membre postérieur gauche d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours d'incubation. (C. : partie de la condensation mésoblastique initiale de la ceinture pelvienne (moitié gauche) contre laquelle s'applique la partie proximale du fémur ; co.d. : condensation mésoblastique distale (apicale) ; F. : partie proximale du fémur ; n. : nerf, qui pénètre dans l'ébauche du membre et se ramifie à son extrémité). (Coloration hémalun-éosine-safran). (Gr. = 114).

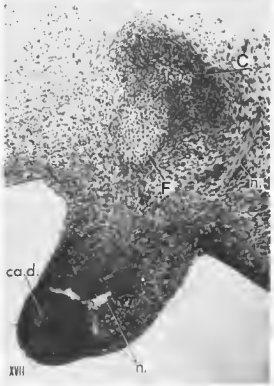
Photographie XVIII. — Coupe à travers la partie basale de l'ébauche du membre postérieur gauche d'un embryon de Python âgé de 22 jours. (co.d. : condensation mésoblastique située entre l'extrémité du fémur et l'apex de l'ébauche du membre ; F. : fémur ; gl.a. : glande anale gauche ; Il. : section de l'*ilium* ; n. nerf). (Réaction APS ; coloration de fond à l'hémalun). (Gr. = 87).

Source : MNHN, Paris









Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

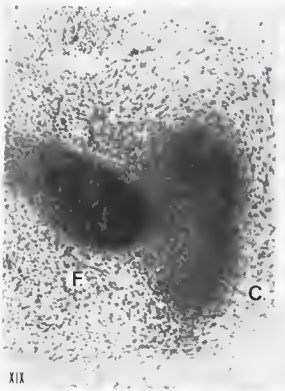
Photographie XIX. — Coupe transversale, intéressant la partie proximale du fémur (F.) et l'ébauche de la *moitié* droite (C.), de la ceinture pelvienne, au niveau de l'ébauche d'une cavité d'articulation, chez un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. Un matériel APS positif a commencé à apparaître dans la condensation mésoblastique (C.) de la ceinture. (Coupe traitée par la réaction APS ; coloration de fond à l'hémalun). (Gr. = 178).

Photographie XX. — Coupe transversale à travers la moitié droite de la ceinture pelvienne d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. On voit sur cette coupe, le départ de l'*ischium* (isch.) et du *pubis* (p.) à partir de centres de chondrification distincts, dans la condensation mésoblastique initiale (C.). (Coloration hémalun-éosine-safran). (Gr. = 184).

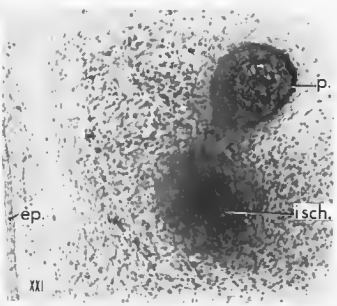
Photographie XXI. — Coupe transversale intéressant la partie moyenne du *pubis* (p.) cartilagineux et de l'*ischium* (isch.) en voie de chondrification (du côté droit du corps) d'un embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. (ép. : épiblaste). (Réaction APS ; coloration de fond à l'hémalun). (Gr. = 164).

Photographie XXII. — Coupe transversale à hauteur de la région cloacale, du corps de l'embryon de Python réticulé âgé de 22 jours. Sur le côté médian (en haut sur la photographie ainsi présentée) de l'ébauche cartilagineuse de l'*ischium* gauche (isch.) s'étend un tissu dans lequel de nombreuses cellules dégénèrent (les flèches montrent les pycnoses). (Voir texte). (Gr. = 366).

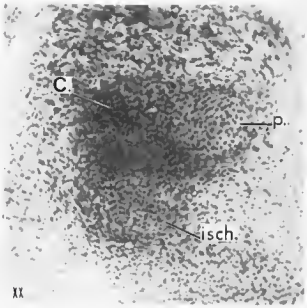
Source : MNHN, Paris



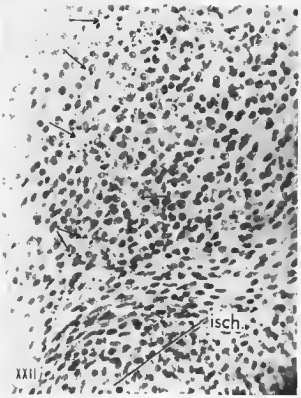
XIX



XXI



XX



XXII

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

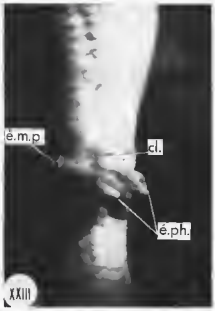
PLANCHE VI

PHOTOGRAPHIE XXIII. — Région cloacale, en vue ventrale, d'un embryon de Python réticulé âgé de 40 jours d'incubation (Embryon E6 du Tableau) ; les ébauches phalliques sont bifides à leur extrémité (en pince d'écrevisse) ; les ébauches des membres postérieurs apparaissent sous forme d'une petite saillie sur les côtes latéraux de la région cloacale ; seule l'ébauche droite (é.m.p.) est bien visible sur cette photographie. (é.ph. : ébauches phalliques ; cl. : cloaque). (Gr. = 6,6).

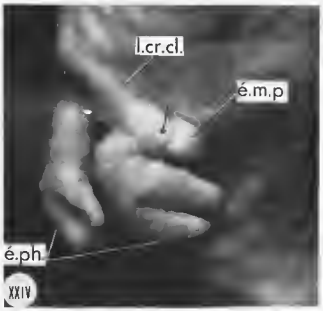
PHOTOGRAPHIE XXIV. — Vue latérale gauche, de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 40 jours d'incubation. On distingue les différentes régions de l'ébauche du membre postérieur gauche (é.m.p.) et son extrémité distale amincie, dirigée vers le petit creux (indiqué par une flèche) qui existe sur le bord latéral de la lèvre crâniale du cloaque (l.cr.cl.) ; ce creux correspond à l'emplacement de l'ouverture du canal excréteur de la glande anale. (é.ph. : ébauches phalliques). (Gr. = 18).

PHOTOGRAPHIES XXV *a* ET XXV *b*. — Deux coupes transversales de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 40 jours d'incubation, montrant la position de l'ébauche du membre postérieur gauche (é.m.p.) par rapport à la lèvre crâniale du cloaque (l.cr.cl.) et au phallus (ph.). La coupe reproduite sur la photographie XXV *a* intéresse la base du membre, avec le fémur (F.) et en arrière, l'*ilium* (Il.) ; la glande anale (gl.a.) est coupée sur toute sa longueur et l'ouverture de son canal excréteur est bien visible sur la saillie de la lèvre cloacale (l.cr.cl.) ; la photographie XXV *b* intéresse la partie distale de l'ébauche du membre ; le phallus gauche (ph.) est coupé dans toute sa longueur et montre le muscle rétracteur (m.r.). (Gr. = 47 pour chacune des deux photographies).

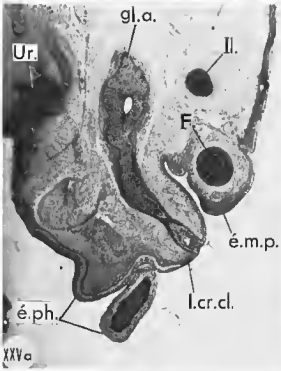
Source : MNHN, Paris



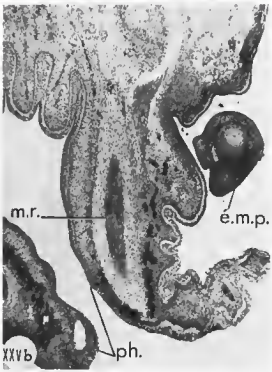
XXIII



XXIV



XXVa



XXVb

BIBL. DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

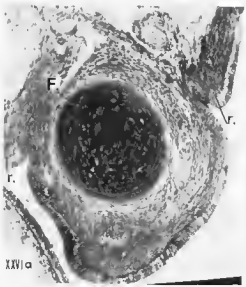
Photographies XXVI *a* et XXVI *b*. — Deux coupes à travers le membre postérieur gauche d'un embryon de Python réticulé âgé de 50 jours d'incubation (Embryon E6 du Tableau) : l'une des coupes (XXVI *a*) intéresse la moitié basale du membre, l'autre (XXVI *b*) sa partie distale ; le squelette du membre est à ce stade, composé d'un fémur cartilagineux (F.) large dans la partie basale et se prolongeant, très aminci, dans la partie distale de l'ébauche et d'un cartilage distal (c.d.) occupant l'extrémité conique de l'ébauche du membre (photographie XXVI *b*). (n. : nerf ; r. : ébauche du repli cutané qui formera, aux stades ultérieurs, un manchon autour du membre). (*Gr.* = 142 pour chacune des deux photographies).

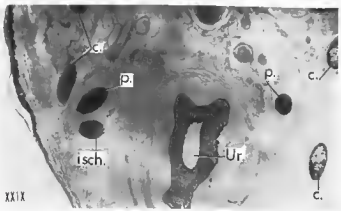
Photographies XXVII. — Coupe à travers le membre postérieur droit de l'embryon de Python réticulé âgé de 50 jours. (F. : fémur ; c.d. : cartilage distal ; n. : nerf ; r. : repli cutané). (*Gr.* = 142).

Photographie XXVIII. — Section de la moitié gauche de la ceinture pelvienne, à hauteur de la future cavité d'articulation, d'un embryon de Python réticulé âgé de 50 jours. (c.c. : extrémité d'une côte ; isch. : partie proximale de l'*ischium* ; p. : partie proximale du *pubis* ; t.F. : tête du fémur). (*Gr.* = 80).

Photographie XXIX. — Section transversale de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 50 jours, montrant différentes pièces de la ceinture pelvienne : à droite la partie proximale du *pubis* (p.) et de l'*ischium* (isch.), à gauche, la coupe du *pubis* (p.). (c. : parties d'une côte ; l'r. : prodeum). (*Gr.* = 35).

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

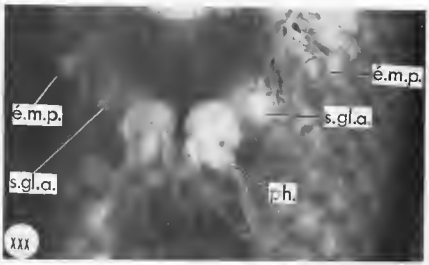
PLANCHE VIII

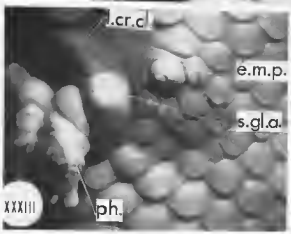
Photographie XXX. — Vue ventrale, prise sur le vivant, de la région cloacale d'un embryon de Python réticulé âgé de 5½ jours d'incubation, pesant 42,04 grammes (Embryon E11 du Tableau). On aperçoit au centre de la photographie, l'ouverture cloacale et les deux phallus (ph.) à extrémité bifide, en pince d'écrevisse, pendant en direction caudale ; de part et d'autre de la base des phallus existe un petit monticule blanchâtre, (s.gl.a.) correspondant à la glande anale. Sur les bords latéraux du cliaque, on aperçoit les ébauches des membres postérieurs comprenant une partie saillante bien visible et dont la base est entourée par un repli cutané. (Gr. = 18,7).

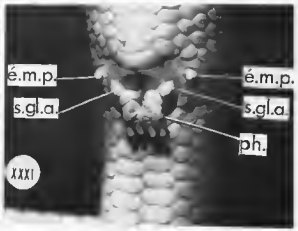
Photographies XXXI et XXXII. — Deux vues ventrales, après fixation, de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé N° E14, âgé de 5½ jours d'incubation. Le relief des différentes formations cloacales est plus accentué que sur la photographie prise sur le vivant ; ici, le repli cutané entourant l'ébauche du membre postérieur (é.m.p.) est venu recouvrir la presque totalité de cette ébauche. (ph. : phallus ; pr. : creux proctodéal ; s.gl.a. : saillie formée par la glande anale). (Gr. = 5 pour la photographie N° XXXI et Gr. = 10 pour la photographie N° XXXII).

Photographie XXXIII. — Vue à un fort grossissement (Gr. = 13) du membre postérieur gauche (é.m.p.), de la saillie de la glande anale (s.gl.a.) et des phallus (ph.) de l'embryon E11, âgé de 5½ jours, de Python réticulé. (l.e.r.cl. : lèvre crâniale du cloaque).

Source : MNHN, Paris







BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

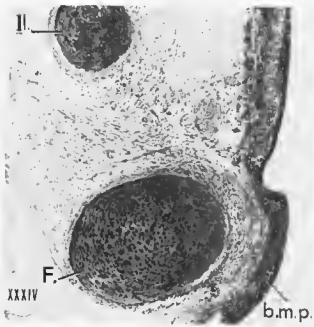
PHOTOGRAPHIE XXXIV. — Coupe histologique à travers la base du membre postérieur (b.m.p.) gauche d'un embryon de Python reticulé âgé de 54 jours d'incubation (embryon E11 du Tableau) ; la coupe intéresse l'*ilium* (Il.), cartilagineux, et une partie du fémur (F.), éloignée de sa base. (Gr. = 103).

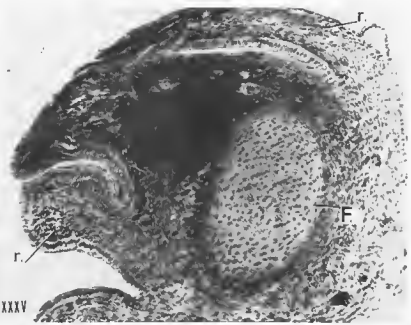
PHOTOGRAPHIE XXXV. — Section para-sagittale de l'extrémité du membre postérieur droit de l'embryon de Python reticulé E11, âgé de 54 jours d'incubation. Cette coupe montre la forme de l'extrémité distale du fémur (F.) et le repli cutané (r.) visible sur le côté inférieur et sur le côté supérieur de l'ébauche du membre, qui entoure le membre postérieur. (Gr. = 164).

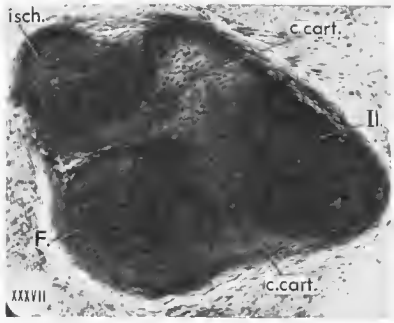
PHOTOGRAPHIE XXXVI. — Coupe sagittale passant dans la région axiale du membre postérieur droit de l'embryon de Python reticulé E11 âgé de 54 jours d'incubation ; en avant de l'extrémité distale du fémur (e.d.F.), on aperçoit le cartilage distal (c.d.) faisant saillie à l'apex du membre. (r. : coupe du faisceau cutané). (Gr. = 164).

PHOTOGRAPHIE XXXVII. — Section transversale, à travers la ceinture pelvienne (moitié droite) de l'embryon de Python reticulé E11 du Tableau, âgé de 54 jours d'incubation. On voit que les parties proximales de l'*ischium* (sch.), de l'*ilium* (Il.) et la tête du fémur (F.) sont reliées par des cellules cartilagineuses (e.cart.). (Gr. = 164).

Source : MNHN, Paris







BIBL. DU MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

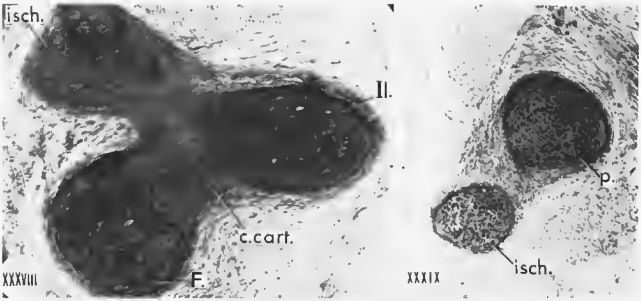
PHOTOGRAPHIE XXXVIII. — Coupe histologique transversale, à travers la ceinture pelvienne (moitié gauche) d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (embryon K11 du Tableau). Les parties proximales de l'*ischium* (isch.), de l'*ilium* (IL) et la tête du fémur (F.) sont reliées par des cellules cartilagineuses provenant de la transformation cartilagineuse du restant de la condensation mésoblastique initiale (constituant la première ébauche de la ceinture pelvienne). (Gr. = 165).

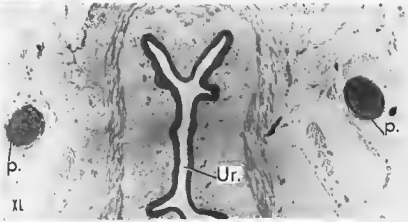
PHOTOGRAPHIE XXXIX. — Coupe transversale intéressant des éléments de la moitié gauche de la ceinture pelvienne d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (Embryon K11 du Tableau). (isch. : *ischium* ; p. : partie proximale du *pubis*). (Gr. = 103).

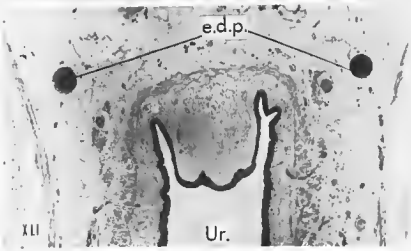
PHOTOGRAPHIE XL. — Section transversale de l'uradiceau (Ur.) et des deux cartilages du *pubis* (p.) d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (E11). (Gr. = 44).

PHOTOGRAPHIE XLI. — Section transversale de l'uradiceau (Ur.) et des extrémités craniales des *pubis* (c.d.p.) d'un embryon de Python réticulé âgé de 54 jours (Embryon E11 du Tableau). (Gr. = 44).

Source : MNHN, Paris







MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

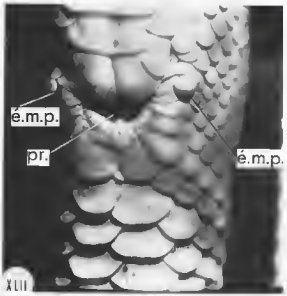
Photographie XLII. — Vue ventrale de la région cloacale d'un embryon de Python réticulé de 71 jours d'incubation, pesant 63,86 grammes ; (Gr. = 6,5). (é.m.p. : ébauche du membre postérieur, droit et gauche ; pr. : proctodaeum). (Photographie après fixation).

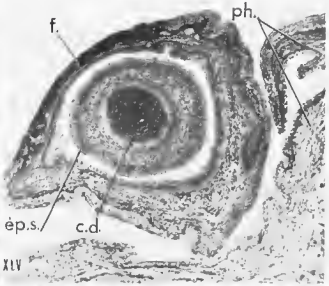
Photographie XLIII. — Vue à un plus fort grossissement (Gr. = 12,4) de la région cloacale, de l'embryon de Python réticulé de la figure XLII (embryon âgé de 71 jours d'incubation) montrant la morphologie de l'ébauche du membre postérieur gauche (é.m.p.).

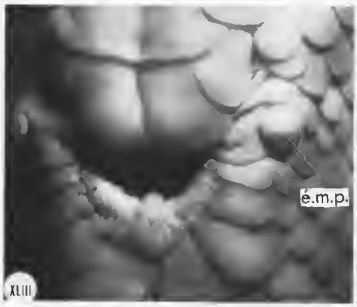
Photographie XLIV. — Section transversale à hauteur de la région cloacale de l'embryon de Python réticulé âgé de 71 jours ; cette coupe intéresse la partie distale du fémur droit (F.) et l'*Ilium* droit (Il.). (m. : faisceaux musculaires qui s'insèrent sur le bord ventral du fémur ; n. : nerf). (Gr. = 79).

Photographie XLV. — Section transversale de la partie distale du membre postérieur droit de l'embryon de Python réticulé âgé de 71 jours. Le fourreau cutané (f.) entoure complètement cette extrémité du membre dans l'axe de laquelle est situé le cartilage distal (c.d.) ; l'épithélium qui revêt l'apex du membre est stratifié (ép.s.). (ph. : phallus). (Gr. = 98).

Source : MNHN, Paris







BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE
1 564 021 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AM 1970

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).
Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).
Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).
Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).
Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).
Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.
Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, Paris (16e) ; depuis 1961 ; trimestriel.
Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1936 ; trimestriel.
Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1882 ; échange.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, Paris (5e).
Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, Paris (5e) ; sans périodicité.
Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1924.
Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.
Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.
Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1963.
Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris